

**UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS**

**FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**E.A.P. DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**“ECOLOGÍA TERMAL DE *Microlophus tigris* (TSCHUDI, 1845) (SAURIA: TROPIDURIDAE) “LAGARTIJA DE LAS LOMAS” EN DOS ALTITUDES EN LA REGIÓN LIMA (PERÚ) DURANTE LA ÉPOCA SECA”**

**TESIS**

Tesis para optar al Título Profesional de Biólogo con mención en Zoología

**AUTOR**

Diego Alfonso Olivera Jara

Lima-Perú

2015



**UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS**  
(Universidad del Perú, DECANA DE AMÉRICA)

**FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**ESCUELA ACADÉMICO PROFESIONAL DE  
CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**ECOLOGÍA TERMAL DE *Microlophus tigris***  
**(TSCHUDI, 1845) (SAURIA: TROPIDURIDAE) “LAGARTIJA**  
**DE LAS LOMAS” EN DOS ALTITUDES EN LA REGIÓN LIMA**  
**(PERÚ) DURANTE LA ÉPOCA SECA**

Tesis para optar al Título Profesional de Biólogo con mención en  
Zoología

**Bach. Diego Alfonso Olivera Jara**  
**Asesor: José Luis Rafael Pino Gaviño**  
**Co-Asesor: Juan Carlos Jordán Arizmendi**

Lima-Perú

2015

## DEDICATORIA

A mis padres, Nicolás Olivera Fernández y Yolanda Marta Jara Domínguez por su apoyo y cariño a lo largo de esta aventura en mi vida. Nunca terminaré de agradecerles por todo.

## **AGRADECIMIENTOS**

Unas cuantas palabras no servirán para poder agradecer todo lo que me ha dado la vida, en primera instancia quiero dar gracias a mis padres por todo su cariño y apoyo.

A mis hermanos por a pesar de las dificultades y limitaciones siempre hemos salido adelante.

Quiero agradecer infinitamente a Juan Carlos Jordán Arizmendi, quien me apoyo a lo largo de este proyecto, y no solo fue un excelente consejero sino un amigo y compañero.

A mi asesor de tesis José Pino Gaviño quien me tuvo paciencia y se aventuró a apostar junto a mí por este proyecto, además de brindarme parte de su tiempo y un espacio en su laboratorio.

Al Prof. Jesús Córdova por permitirme pertenecer al excelente grupo del departamento de Herpetología.

A mis amigos y compañeros del departamento de herpetología, por sus consejos y apoyo en la realización de mi proyecto.

A Lesly, Francis, Nilver, Fernando, Miguel y Bryan por su apoyo en las salidas de campo y por su amistad.

Al presidente comunal de San Bartolomé en la Provincia de Huarochirí por su apoyo e interés en la realización del trabajo en su comunidad, así como su preocupación por la conservación de la fauna.

Quiero agradecer al Sr. Lumir Gvoždi por darse el tiempo explicarme detalladamente gran parte de las formulas aplicadas en este trabajo, a pesar de encontrarse a miles de kilómetros de distancia.

Al SERFOR por el permiso concedido para la realización del proyecto.

Finalmente quiero agradecer a mi jurado revisor por sus correcciones y el tiempo dedicado e interés desde la presentación del proyecto de tesis.

Muchas gracias a todos.

## ÍNDICE

RESUMEN

ABSTRACT

LISTA DE ABREVIATURAS

1. INTRODUCCIÓN	1-2
2. MARCO TEÓRICO	3-13
2.1. ECOLOGÍA TERMAL EN SAURIOS	3-8
2.1.1. INICIOS DE LA ECOLOGÍA TERMAL EN SAURIOS	3-4
2.1.2. TERMORREGULACIÓN EN SAURIOS	4-6
2.1.3. UN MODELO DE HIPÓTESIS NULA:	
TEMPERATURAS OPERATIVAS ( $T_{op}$ )	6-7
2.1.4. EL PROTOCOLO DE HERTZ <i>et al.</i> (1993)	7
2.1.5. LAS CONSTANTES DE TIEMPO TÉRMICO:	
UNA ALTERNATIVA A LAS TASAS DE	
CALENTAMIENTO Y ENFRIAMIENTO	8
2.2. ECOLOGÍA TERMAL EN DIFERENTES	
ESPECIES DEL MUNDO	8-10
2.3. ECOLOGÍA TERMAL EN LA FAMILIA	
TROPIDURIDAE	10-11

2.4. ECOLOGÍA TERMAL EN <i>Microlophus</i> spp.	11-13
3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	14-15
4. MATERIALES Y MÉTODOS	15-29
4.1. MATERIALES	15-17
4.1.1. MATERIAL BIOLÓGICO	15
4.1.2. MATERIAL DE CAMPO	17
4.1.3. MATERIAL DE LABORATORIO Y PROCESAMIENTO DE DATOS	17
4.2. MÉTODOS	18-29
4.2.1. MÉTODOS DE CAMPO	18-22
4.2.1.1. ÁREA DE ESTUDIO	18-19
4.2.1.2. CAPTURA Y TOMA DE DATOS	19
4.2.1.3. TEMPERATURAS TOMADAS EN CADA REGISTRO – TEMPERATURA CORPORAL ( $T_c$ ), TEMPERATURA DEL AIRE ( $T_a$ ) Y TEMPERATURA DEL SUSTRATO ( $T_s$ )	19
4.2.1.4. REGISTROS DE TEMPERATURAS OPERACIONALES ( $T_{op}$ ), TEMPERATURA DEL HABITAT ( $T_h$ ) Y HUMEDAD RELATIVA (HR).	20-22
4.2.1.5. REGISTRO DE DATOS DE COMPORTAMIENTO	22

<b>4.2.2. MÉTODOS DE LABORATORIO</b>	<b>22-26</b>
<b>4.2.2.1. CONDICIONES DE LABORATORIO</b>	<b>22-23</b>
<b>4.2.2.2. OBTENCIÓN DEL RANGO DE TEMPERATURAS DE SELECCIÓN (<math>T_{sel}</math>)</b>	<b>23-24</b>
<b>4.2.2.3. OBTENCIÓN DE LAS CONSTANTES DE TIEMPO TÉRMICO DE CALOR Y FRÍO (<math>\tau_h</math> y <math>\tau_c</math>) Y LAS TEMPERATURAS CRÍTICAS (<math>CT_{m\acute{a}x}</math> y <math>CT_{m\acute{i}n}</math>)</b>	<b>24-26</b>
<b>4.2.3. ÍNDICES Y ESTIMACIONES MEDIANTE EL EMPLEO DE LAS VARIABLES TERMALES</b>	<b>26-29</b>
<b>4.2.3.1. CÁLCULO DEL ÍNDICE DE EFECTIVIDAD TERMORREGULATORIA (E) MEDIANTE LA OBTENCIÓN DE LOS INDICES DE CUALIDAD TERMAL DEL HABITAT (<math>d_{op}</math>) Y PRECISION DE LA TERMORREGULACIÓN (<math>d_c</math>)</b>	<b>26-27</b>
<b>4.2.3.2. ESTIMACIÓN DEL TIEMPO DE TOMA DE SOL (<math>t_{bask}</math>) Y EL TIEMPO DE FORRAJE (<math>t_{forage}</math>) PARA EL CÁLCULO DEL TIEMPO DEL COSTO DE TERMOREGULACIÓN (<math>C_t</math>).</b>	<b>27-29</b>
<b>4.2.4. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS</b>	<b>29-30</b>
<b>5. RESULTADOS</b>	<b>31-60</b>
<b>5.1. PRUEBAS DE NORMALIDAD</b>	<b>31-33</b>



5.2. TEMPERATURA CORPORAL ( $T_c$ ), TEMPERATURA DEL AIRE ( $T_a$ ) Y TEMPERATURA DEL SUSTRATO ( $T_s$ )	33-37
5.3. TEMPERATURAS OPERACIONALES ( $T_{op}$ ), TEMPERATURA DEL HABITAT ( $T_h$ ) Y HUMEDAD RELATIVA (HR)	37-46
5.4. DATOS DE COMPORTAMIENTO: RANGOS DE ACTIVIDAD Y PREFERENCIA DE MICROHÁBITATS	47-49
5.5. TEMPERATURAS DE SELECCIÓN ( $T_{sel}$ )	37-39
5.6. CONSTANTES DE TIEMPO TÉRMICO ( $\tau_h$ y $\tau_c$ ) Y TEMPERATURAS CRÍTICAS (CT <sub>máx</sub> y CT <sub>mín</sub> )	50-57
5.7. ÍNDICES DE TERMORREGULACIÓN	57-59
5.8. ESTIMACIÓN DEL TIEMPO DE TOMA DE SOL Y FORRAJE	59-60
6. DISCUSIÓN	61-68
7. CONCLUSIONES	68
8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	69-79
9. ANEXOS	80-82

## RESUMEN

Es conocido especies emparentadas presentan semejanzas en la selección de temperaturas corporales, a pesar de encontrarse en hábitats distintos, sobretodo en grupos con amplia distribución. *Microlophus tigris* es una especie endémica del Perú, distribuida latitudinalmente desde el norte cerca de la ciudad de Trujillo hasta Arequipa en el sur; altitudinalmente puede encontrársele desde próximo al nivel del mar en formaciones vegetales de lomas hasta los 2800m en las estribaciones andinas. Teniendo presente que tanto la latitud como la altitud pueden tener efecto sobre la selección de temperaturas corporales en los saurios, se seleccionaron dos poblaciones a similar latitud pero diferente altitud en el departamento de Lima (Perú), la diferencia entre la primera localidad, Mangamarca, y la segunda, San Bartolomé, fue de 1500m. Al ser los hábitats distintos se esperaron respuestas distintas frente al ambiente por parte de *M. tigris* con el fin de mantener su temperatura corporal en rangos similares en ambas localidades, siguiendo el principio de inercia termal de Bogert (1949). Se determinó la temperatura corporal media de *M. tigris* en ambas localidades ( $34.2 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$ , Mangamarca, y  $33.3 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$ , San Bartolomé) ( $\tau \pm \text{SE}$ ),

evidenciándose diferencias en la selección de temperaturas corporales entre ambas localidades, no así entre sus temperaturas de selección tomadas bajo condiciones de laboratorio. Mediante el protocolo seguido por Smith (1976) se evaluó las constantes de tiempo térmico entre ambas poblaciones con el fin de estimar el tiempo de costo de termorregulación (Ct), encontrándose que con la altitud los individuos incrementan su temperatura más lentamente prolongando su tiempo de toma de sol, posiblemente a causa del aumento de radiación con la altitud. *Microlophus tigris* mostro ser un buen termorregulador en ambas localidades (aplicando el protocolo de Hertz *et al.* 1993) teniendo preferencias por los hábitats del tipo rocosos.

**Palabras clave:** Constantes de tiempo térmico, variables termales, cambio climático.

## ABSTRACT

It is known that closely related species have similarities in the range of body temperatures, despite being in distinct habitats, it is especially found in groups with wide distribution. *Microlophus tigris* is an endemic species of Peru, distributed latitudinally from the north near the town of Trujillo to Arequipa in the south; altitudinally it can be found from near sea level in plant formations of hills up to 2800m in the Andean foothills. Bearing in mind that both latitude and altitude can have an effect on the selection of body temperatures in lizards, two populations were selected in similarly latitude but different altitude in the department of Lima (Peru), the distance between both localities (Mangamarca, and San Bartolomé), was 1500m. Being different habitats, it is hoped that *M. tigris* showed different responses to the environment

Con formato: Izquierda

factors and it can maintain their body temperature, showing similar ranges of temperatures in both places, agree with the principle of thermal inertia Bogert (1949). The average body temperature of *M. tigris* at both locations ( $34.2 \pm 0.2$  ° C, Mangamarca, and  $33.3 \pm 0.4$  ° C, San Bartolomé) ( $\tau \pm SE$ ) was determined, showing differences in the range of body temperatures between both locations, not between their temperatures taken selection under laboratory conditions. Using the protocol followed by Smith (1976) thermal time constants between the two locations in order to estimate the cost of thermoregulation time (Ct) was evaluated found that individuals with altitude slower temperature increase prolong their making sun, possibly because of increased radiation with altitude. *Microlophus tigris* showed to be a good thermoregulatory at both locations (applying the protocol Hertz *et al.* (1993)) having a preference for rocky habitats type.

**Keywords:** thermal time constants, thermal variables, climate change.

## LISTA DE ABREVIATURAS

- $T_c$ : Es la temperatura corporal interna. Tomada en la cloaca, quince segundos después de la captura
- $T_s$ : Es la temperatura del sustrato sobre la cual un individuo es registrado (rocas, troncos, tierra, etc.) colocando el sensor sobre la superficie durante quince segundos.
- $T_a$ : Es la temperatura del aire del micro-hábitat, tomada a 1cm sobre la superficie donde fue avistado un individuo, durante quince segundos.
- $T_{op}$ : Es la temperatura operacional ofrecida por el medio a un cuerpo incapaz de termorregular, es decir, simula un organismos termo-conformista.

- $T_{sel}$ : Es la temperatura de selección, registrada en condiciones de laboratorio, donde el espécimen no está sometido a restricciones bióticas y/o abióticas que alteren su termo-regulación.
- $T_h$ : Es la temperatura del aire del hábitat.
- $d_c$ : Índice de precisión termo-regulatoria.
- $d_{op}$ : Índice de cualidad termal del hábitat.
- $E$ : índice de efectividad termo-regulatoria.

## 1. INTRODUCCIÓN

Los reptiles son un grupo taxonómico bastante diverso y ampliamente distribuido a nivel mundial (McDiarmid y Mitchell 2000). Debido a ello y otras características ecológicas como la marcada sensibilidad a su medio y su distribución, son considerados buenos modelos de estudio en el campo de la ecología (Huey y Pianka 1983a, Vitt y Pianka 1994), habiendo contribuido al desarrollo de diversos conceptos como la teoría de repartición de recursos y uso de micro-hábitats (Pianka 1989b); la teoría de competencia y nichos (Pianka 1996a) y la teoría de inercia termal (Bogert 1949).

A partir de la investigación de Cowles y Bogert (1944), los estudios en ecología termal en reptiles y particularmente en saurios, han permitido el desarrollo de diversos tópicos científicos sobre todo en el ámbito ecológico, reproductivo, fisiológico y evolutivo y más aún, ante el contexto actual de cambio climático (Sinervo *et al.* 2010, Brandt y Navas 2011; López *et al.* 2011). Sin embargo, en el Perú la mayoría de estos estudios han sido enfocados principalmente en la descripción del nicho ecológico (Duellman 2005; Pérez y Balta 2007, Catenazzi y Donelli 2007, Jordán y Amaya 2011) y muy pocos en ecología termal (Catenazzi *et al.* 2005, Jordán y Pérez 2012).

Cowles y Bogert (1944) indican en base a sus estudios en lagartijas del desierto, la presencia de factores de regulación en la termorregulación de varias especies de saurios, los cuales les permiten mantenerse en un rango estrecho de temperaturas corporales, maximizando sus actividades fisiológicas y por ende su subsistencia en el hábitat. A su vez, Bogert (1949) indica que especies relacionadas filogenéticamente, tienden a seleccionar temperaturas corporales similares, a pesar de encontrarse en hábitats con características ambientales distintas. Por otro lado, algunas especies de un mismo género pueden seleccionar distintas temperaturas al sufrir distintas historias

de vida con relación al resto del grupo, maximizando sus actividades fisiológicas a distinto rango de temperaturas que el resto de sus congéneres (Van Damme 1990; Carothers *et al.* 1997a; Carothers *et al.* 1998b).

El género *Microlophus* es un taxa de lagartijas ampliamente distribuido en América del Sur, desde las islas Galápagos en Ecuador, hasta el norte de Chile, incluyendo la costa del Perú (Victoriano *et al.* 2003; Benavides *et al.* 2009; Sepúlveda *et al.* 2008). Se conocen nueve especies del género *Microlophus* para el Perú, las cuales están restringidas a ambientes xéricos; con excepción de *M. stolzmanni* que habita las faldas semiáridas y valles secos interandinos del noroeste del Perú (Dixon y Wright 1975; Carrillo e Icochea 1995). A pesar de su amplia distribución, se tiene poca información ecológica para el género (Dixon y Wright 1975), excepto para *M. peruvianus* (Huey 1974; Catenazzi *et al.* 2005), y para *M. tigris* (Pérez 2005; Jordán 2011).

*Microlophus tigris*, también conocida como “lagartija de las lomas”, es una especie diurna que se distribuye desde áreas aledañas a Trujillo hasta Arequipa (Dixon y Wright 1975; Carrillo e Icochea 1995), ocupando principalmente las lomas costeras a lo largo de la vertiente del Pacífico y las estribaciones andinas, en una gradiente altitudinal desde el nivel del mar hasta aproximadamente los 2800 msnm (Dixon y Wright 1975; Carrillo e Icochea 1995; Pérez 2005). Esta investigación evaluará la temperatura corporal de actividad, la temperatura operacional y de selección de la especie, así como las temperaturas ambientales asociadas y sus relaciones con las variaciones en dos localidades a diferentes alturas (250- 1750 msnm), de esta manera comprobar si se cumple la teoría de inercia termal de Bogert (1949), así mismo evaluar los ajustes conductuales y/o fisiológicos que emplea la especie en distintos hábitats para regular su temperatura corporal.

## **2. MARCO TEÓRICO**

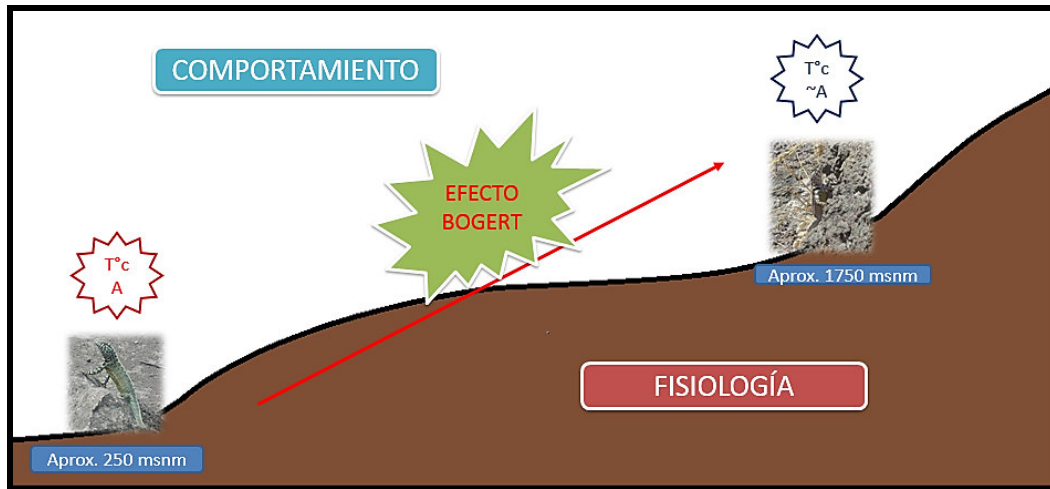
### **2.1. ECOLOGÍA TERMAL EN SAURIOS**

#### **2.1.1. INICIOS DE LA ECOLOGÍA TERMAL EN SAURIOS**

La teoría de Bergmann (1847) mantuvo por mucho tiempo al mundo científico con la idea que dentro de los vertebrados únicamente los mamíferos y las aves podían regular su temperatura corporal ( $T_c$ ). Pasaron varios años hasta el descubrimiento de Cowles y Bogert (1944), quienes encontraron en las lagartijas del desierto del sur de California, facultades termo-regulatorias, las cuales les permitían mantenerse en un rango adecuado de temperaturas corporales y con ello llevar con normalidad todas sus funciones vitales. Otros estudios han revelado que los ajustes conductuales, al ser indispensables para el óptimo rendimiento fisiológico en los reptiles, tienden a inhibir los procesos evolutivos de ciertos rasgos y a su vez promover el de otros (Bogert 1949). Este efecto conocido también como “efecto Bogert” o de inercia evolutiva, provoca la inhibición de los efectos de la selección evolutiva sobre varios rasgos de este grupo de animales, especialmente sobre su fisiología termal (Huey *et al.* 2003).

Los avances en la Ecología termal han conllevado al desarrollo de modelos matemáticos (Porter *et al.* 1973) y físicos (Bakken 1992; Grant y Dunham 1988), los cuales ahora nos permiten poder interpretar de manera más adecuada las variables térmicas. Así también han fomentado la elaboración de protocolos de evaluación mediante índices de termorregulación como el propuesto por Hertz *et al.* (1993).





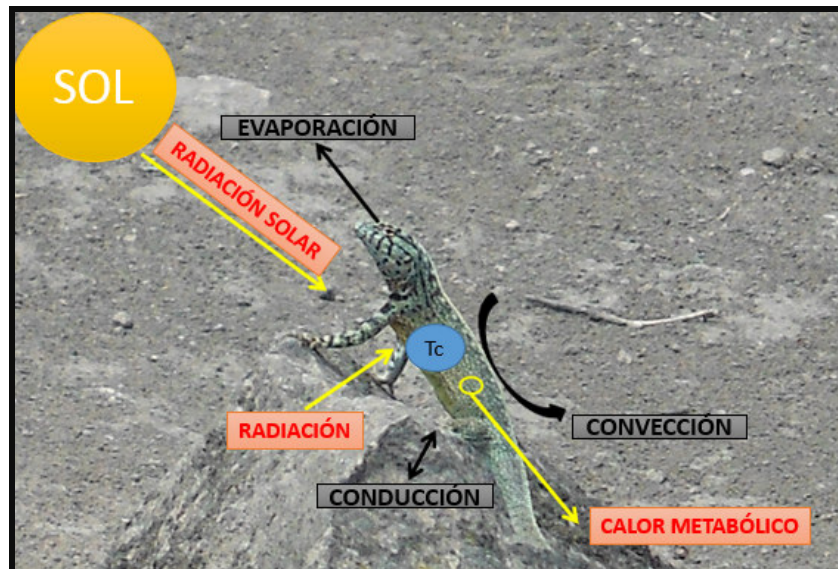
**Fig. 1.** Efecto Bogert. Nos indica que dos especies relacionadas filogenéticamente tienden a seleccionar temperaturas similares a pesar de encontrarse en hábitats diferentes.

### 2.1.2. TERMORREGULACIÓN EN SAURIOS

Dentro del grupo de los amniotas, los reptiles son los únicos vertebrados ectotérmicos, es decir que su temperatura corporal depende directamente de la ambiental siendo poco influenciada por el calor metabólico (Castilla *et al.* 1999; Seebacher y Franklin 2005), a diferencia de las aves y los mamíferos (animales endotérmicos). Esta condición, combinada a su escasa capacidad de migración, convierte a los saurios en un grupo sumamente ligado a su entorno, haciéndolos muy sensibles a las variaciones ambientales de su hábitat principalmente a las del tipo termal (Pianka 1986a; Pianka 1989b).

Existen varios tipos de estrategias empleadas por los saurios para mantener su medio interno dentro de intervalos apropiados de temperaturas, como lo son las variaciones conductuales, las cuales implican selección de determinados micro-hábitats, reducción o ampliación de sus rangos de actividad, empleo de distintos tipos de posturas, entre otros. Siendo a su vez, los primeros empleados frente a cambios en su entorno

(Bogert 1949; Castilla *et al.* 1999; Huey *et al.* 2003). Sin embargo, no siempre las variaciones conductuales son lo suficientemente efectivas, o en otros casos son demasiado costosas (Bogert 1949, Huey *et al.* 2003), conllevando a modificaciones del tipo fisiológicas como modificaciones en los componentes de las membranas plasmáticas, composición del plasma, aceleración del flujo sanguíneo, cambios en niveles de determinadas enzimas (Seebacher y Franklin 2005), variaciones en las tasas de calentamiento, condición reproductiva (Gvoždik 2002; Carretero *et al.* 2005), etc. Dichas variaciones tanto conductuales como fisiológicas han sido reportadas en diferente especies y géneros de saurios diurnos alrededor del mundo como en *Zootoca vivipara* (Gvoždik 2002, Carretero *et al.* 2005), *Takidromus* spp. (Shu-Ping Huang y Ming-Chung Tu 2008) *Sceloporus* spp. (Angert *et al.* 2002, Woolrich 2012), *Liolaemus* spp. (Labra *et al.* 2001, Medina *et al.* 2011), *Microlophus atacamensis*. (Sepúlveda *et al.* 2008), así también en especies nocturnas como por ejemplo *Hemidactylus turcicus* (Hitchcock y McBrayer 2006).



**Fig. 2.** Procesos físicos de ganancia y pérdida de calor en *Microlophus tigris*.

Los saurios por su condición termal se pueden clasificar en dos grupos; los que emplean parte de su rango de actividad en captar calor de su medio (termo-reguladores) y los que varían su temperatura corporal de acuerdo con la variación de la temperatura ambiental (termo-conformista) (Hertz *et al.* 1993; Christoff 2011). Sin embargo, estas condiciones no son del todo estrictas, pudiendo variar de acuerdo con la estacionalidad como es el caso de *Anolis cristatellus* (Huey y Webster 1976; Hertz *et al.* 1993).

### **2.1.3. UN MODELO DE HIPÓTESIS NULA: TEMPERATURAS OPERATIVAS ( $T_{op}$ )**

Posterior al descubrimiento de Cowles y Bogert (1944), surgió la duda dentro de los especialistas de como cuantificar el efecto del ambiente sobre la temperatura corporal (Vitt y Sartorius 1999). Inicialmente se clasificaba como termo-regulador o termo-conformista, únicamente por el valor de la pendiente obtenida a partir de la regresión lineal entre la temperatura corporal ( $T_c$ ) de un determinado organismo y la temperatura del aire ( $T_a$ ) donde fue avistado, no teniendo en cuenta que la  $T_a$  es solo un factor en medio de muchas variables que determinan la condición termal (Huey 1982; Hertz *et al.* 1993).

Basado en esta problemática surgieron modelos matemáticos que intentaban aproximar las temperaturas corporales de un organismo sin capacidad de termo-regular (un modelo nulo), dichas temperaturas son conocidas como temperaturas operativas ( $T_{op}$ ) (Bakken y Gates 1975, Bakken 1992). Por otro lado, se desarrollaron dispositivos electrónicos (data-logguers), los cuales podían ser colocados en distintos micro-hábitats, pero para ello debían contar con las propiedades termales del organismo a evaluar, ya sea en forma, tamaño, emisividad, (Grant y Dunham 1988; Vitt y Sartorius 1999), etc. Mediante la toma de las  $T_{op}$  es posible estimar el grado de termorregulación mediante su relación con las  $T_c$  (Hertz *et al.* 1993).

#### **2.1.4. EL PROTOCOLO DE HERTZ *et al.* (1993)**

Para la aplicación de este protocolo es necesario contar con tres tipos de temperaturas; la temperatura corporal ( $T_c$ ), la temperatura operacional ( $T_{op}$ ) y la temperatura de selección ( $T_{sel}$ ), de la relación de estas variables Hertz *et al.* (1993) desarrolló tres índices.

El primero a partir de la desviación absoluta de la  $T_c$  y la  $T_{sel}$ , al cual llamó de precisión termo-regulatoria ( $d_c$ ). Valores altos nos indican baja precisión en la termorregulación, es decir, que las  $T_c$  no se encuentran dentro del rango óptimo de selección.

El segundo índice llamado de cualidad termal del hábitat ( $d_{op}$ ), se mide similar al  $d_c$ , pero mediante la desviación absoluta de la  $T_{op}$  desde la  $T_{sel}$ . Valores altos indican que el hábitat está ofreciendo al organismo intervalos de temperatura alejados del rango óptimo de temperaturas de selección.

Mediante la proporción de  $d_c$  con  $d_{op}$  obtenemos el índice de efectividad termo-regulatoria (E), el cual mide el grado de termo-regulación de un organismo, variando de cero a uno. Valores cercanos o iguales a cero nos muestran termo-conformismo y valores cercanos o igual a uno nos indica activa termo-regulación.

Dichos índices han sido aplicados a diferentes grupos de reptiles para determinar su grado de termorregulación tanto en lagartijas (Castilla *et al.* 1999), serpientes (Blouin y Weatherhead 2001a; Blouin y Weatherhead 2002b) y tortugas (Edwards y Blouin 2007; Picard *et al.* 2011).

#### **2.1.5. LAS CONSTANTES DE TIEMPO TÉRMICO: UNA ALTERNATIVA A LAS TASAS DE CALENTAMIENTO Y ENFRIAMIENTO**

Smith (1976) propuso cambiar el empleo de tasas de ganancia de temperatura ( $^{\circ}\text{C}/\text{min}$ ) por las constantes de tiempo térmico tau (min), debido a los inconvenientes

generados por las primeras. Smith (1976) observó que la ganancia y/o pérdida de grados de temperatura de un cuerpo hacía otro en un mismo experimento y en intervalos de tiempo iguales no son constantes. A diferencia, las constantes de tiempo térmico son independientes de la magnitud del paso de temperatura.

La constante de tiempo térmico es definida como el tiempo requerido por un objeto para alcanzar el 63% de su temperatura final (Milsom 1966) y es medida a partir de la pendiente de la gráfica entre el logaritmo natural del valor absoluto de la diferencia entre la temperatura del aire generado en una fuente de calor o frío, menos la temperatura del cuerpo versus el tiempo expresado en minutos. Finalmente el valor tau ( $\tau$ ) es tomado como la transformación del valor de la pendiente al logaritmo en base diez, mediante la multiplicación del valor por -0.4343.

Este método ha sido aplicado en reptiles como saurios (Labra *et al.* 2001, Sepúlveda *et al.* 2008) y aligatóridos (Smith 1976, Smith y Adams 1978), así también en otros grupos como anuros (Wygoda 1988) y peces (Kupren *et al.* 2011).

## **2.2. ECOLOGÍA TERMAL EN DIFERENTES ESPECIES DEL MUNDO**

En países del mediterráneo europeo se han dilucidados varios aspectos de la ecología, fisiología y evolución, principalmente en lagartijas con amplia distribución como *Zootoca vivipara*, la cual es una especie que presenta poblaciones vivíparas y ovíparas (Carretero *et al.* 2005), además de ser una especie con rígida tolerancia termal (Gvoždik y Castilla 2001; Herczeg *et al.* 2003). Diferencias inter-poblacionales respecto a temperatura corporal, performance física (Van Damme *et al.* 1990), efectividad termo-regulatoria y tasas de enfriamiento y calentamiento (Gvoždik 2002) han sido reportadas para esta especie entre poblaciones de condición reproductiva distinta, así como diferencias intra-poblacional, ejemplo de ello es la selección de temperaturas corporales mayores por parte de los machos durante la época

reproductiva (alrededor de los 32.4°C), en comparación al resto de tiempo, en el cual no se encuentran activos los procesos espermátogénicos ( $\dot{X}$  = 29.3°C) (Patterson y Davies 1978). En contraste, las hembras en *Z. vivipara* disminuyen su temperatura corporal cuando se encuentran grávidas ( $\dot{X}$  = 28.5°C) debido al requerimiento de temperaturas menores para el desarrollo embrionario, siendo más elevadas cuando no se encuentran grávidas ( $\dot{X}$  = 31.9°C) (Carretero *et al.* 2005). A su vez se ha dilucidado la influencia de la talla sobre las tasas de calentamiento y enfriamiento, así como la importancia de estas tasas en el patrón de actividad diario como en *Lacerta monticola* (Carrascal *et al.* 1992).

Por su parte en Norteamérica, los estudios en *Sceloporus* (un género con representantes vivíparos) (Ramírez *et al.* 2002) han sido enfocados en determinar las preferencias de hábitats, interacciones entre especies (Angert *et al.* 2002), tasas de crecimiento, tamaño de camada como por ejemplo en *S. jarrovi* (Ramírez *et al.* 2002) e historias de vida como en la lagartija *S. undulatus* (Adolph y Porter 1993). Trabajos más recientes en *S. gadoviae* han revelado para la especie, mayor influencia de la  $T_s$  y la insolación sobre la  $T_c$ , además similitud respecto a la  $T_c$  entre sexos, no así entre las clases de hembras, donde las grávidas presentaban mayor  $T_c$  debido probablemente a las necesidades térmicas del desarrollo embrionario (Woolrich *et al.* 2012).

En Sudamérica se ha reportado en *Liolaemus* spp. que las tolerancias termales (Carothers *et al.* 1997a), así como la presencia de parásitos (Carothers y Jaksic 2001) no limitan su distribución altitudinal, como si lo hace la condición reproductiva (vivíparo u ovíparo) (Carothers *et al.* 2001c) y el tipo de micro-hábitat (Carothers *et al.* 2001c). Sus tasas de calentamiento y enfriamiento dependen directamente del tamaño (Carothers *et al.* 1997a). Además son un grupo donde los valores de  $T_c$  seleccionadas se encuentran dentro de rangos estrechos (entre 34-36°C) (Carothers *et al.* 1998b;

Labra, 1998; Medina *et al.* 2011) con algunas excepciones debido a adaptaciones morfológicas como en *L. nigroviridis* (Carothers *et al.* 1997a; Carothers *et al.* 1998b) o a distintas historias de vida a causa de estar sometidas a distintas restricciones ambientales como en *L. faviani*, *L. constanzae* y *L. nigroroseus* (Labra, 1998; Labra *et al.*, 2001). También se han reportado diferencias intra-específicas en la  $T_{sel}$  como en *L. nitidus* (Cortés *et al.* 1992; Núñez 1996).

### 2.3. ECOLOGÍA TERMAL EN LA FAMILIA TROPIDURIDAE

Respecto a los tropidúridos, Howland *et al.* (1987) integraron la toma de temperaturas corporales en su trabajo de ecología e historia de vida de *Uranoscodon superciliosum*, obteniendo como resultado una temperatura corporal media de 26.6°C, además encontró correlación positiva entre la temperatura corporal tanto con la temperatura del aire como con la del sustrato, concluyendo bajo estos datos termo-regulación pasiva para la especie.

Kohlsdorf y Navas (2006) estudiaron la evolución en la preferencia de selección de temperaturas y su relación con su hábitat en la subfamilia Tropidurinae, encontrando que tanto el comportamiento termo-regulatorio como los parámetros ecológicos no son similares en las diferentes especies al momento de ocupar un determinado hábitat. Además registraron la temperatura corporal y de selección para las siguientes especies: *Eurolophosaurus divaricatus* (38.1°C,  $T_c$ ; 36.2,  $T_{sel}$ ), *Tropidurus psamonastes* (37.6°C,  $T_c$ ; 34.5,  $T_{sel}$ ), *Tropidurus hygomi* (35.4°C,  $T_c$ ; 33.5,  $T_{sel}$ ), *Tropidurus torquatus* (33.3°C,  $T_c$ ; 36.1,  $T_{sel}$ ), *Tropidurus oreadicus* (37.1°C,  $T_{sel}$ ), *Tropidurus insulanus* (31.5°C,  $T_{sel}$ ) y *Tropidurus itambere* (30.9°C,  $T_c$ ; 33.2,  $T_{sel}$ ).

Ribeiro *et al.* (2007) midieron la temperatura corporal de *Tropidurus torquatus* (31.2°C), no evidenciando efectos de la estación o el sexo sobre las temperaturas corporales.

Velásquez y Gonzáles (2010) estudiaron a *Tropidurus hispidus* registrando su temperatura media corporal en 35.7°C, además encontraron que la especie presenta dos picos altos de actividad durante el día (bi-modal) en la época seca, mientras que solo presenta un pico de actividad (uni-modal) durante la época lluviosa.

En resumen, la ecología termal de la familia Tropiduridae así como varias familias de saurios en Sudamérica han sido poco estudiadas, y las publicaciones existentes se han limitado principalmente a la relación entre  $T_c$ ,  $T_a$ ,  $T_s$  y rangos de actividad, y solo algunas han incluido la toma de  $T_{sel}$ 's. Sin embargo, como se mencionó en el primer capítulo es necesario relacionar todas las variables termales para conocer el grado de termorregulación de un organismo. Además también es necesario contar con las constantes de tiempo térmico tau ( $\tau$ ), al ser una variable fisiológica importante para cada especie (Smith 1976) y contrastar estos datos con las historias de vida y el hábitat que ocupan cada una.

#### **2.4. ECOLOGÍA TERMAL EN *Microlophus* spp.**

El género *Microlophus* es un grupo de saurios distribuidos desde Ecuador hasta el norte de Chile (Sepúlveda *et al.* 2008), se conoce poco acerca de su ecología y menos de sus requerimientos termales, con excepción de las especies en los trabajos siguiente:

Carpenter (1970) como parte de su trabajo en la especie *Microlophus albemarlensis* de las islas Galápagos registró su temperatura corporal en 33.7°C.

Huey (1974) estudió una población de *Microlophus peruvianus* en la costas del Illescas (Piura-Perú) durante el mes de Julio de dos años consecutivos, coincidiendo el mes con la época húmeda o de neblinas para la costa peruana, en la cual registró para la especie una temperatura corporal de 36.3°C, también determinó su temperatura de



selección en 35.6°C y su actividad (uni-modal). Posteriormente, Catenazzi *et al.* (2005) trabajó en las costas de Paracas (Ica-Perú) con la misma especie determinando la temperatura corporal para *M. peruvianus* en 33°C durante la época húmeda entre los meses de Agosto y Septiembre y 36.1°C entre los meses de Febrero y Marzo, correspondientes a la época seca. Comparado con los datos de Huey (1974), la temperatura corporal resulto menor para Paracas durante la época húmeda. Adicionalmente determinó la temperatura de selección, mediante la elaboración de gradientes termales, obteniendo el valor de 35.6°C para la especie, mismo valor fue hallado por Huey (1974). *Microlophus peruvianus* es el primer saurio en el Perú en el cual se integra la toma de  $T_{op}$ ,  $T_{sel}$  y se aplica el protocolo de Hertz (1993) en el género.

Baez y Cortes (1990) evaluaron una población de *Microlophus quadrivittatus* en Iquique (Chile) durante los meses de Febrero a Marzo (época seca) y de Julio a Agosto (época húmeda), registrando la temperatura corporal para la especie en 36 y 34°C, respectivamente. Además de determinar su temperatura de selección en 36°C.

Vidal *et al.* (2002) reportó para *Microlophus atacamensis* durante los meses de Abril y Diciembre en las localidades de Loa River al norte de Antofagasta y en Tres Playitas en Valparaíso, uno de los valores en temperatura corporal más bajos para el género, encontrándose en 24.3°C, años más tarde, Sepúlveda *et al.* (2008) registró temperaturas corporales más altas para *M. atacamensis* en tres localidades al norte de Chile (Medano, Zenteno y Arrayán). Registro temperaturas corporales entre 30 y 30.6°C para Enero, entre 29.1 y 30.4 para Abril y entre 26 y 30.3°C para Agosto y Septiembre. El trabajo fue similar al realizado por Catenazzi *et al.* (2005), pero adicionalmente incluyó el cálculo de las constantes de tiempo térmico, no encontrando diferencias entre las tres localidades (evaluadas por diferencia de latitud) respecto a las temperaturas corporales. Sepúlveda *et al.* (2008) si evidencio diferencias

estacionales respecto a la temperatura corporal y no encontró diferencias en las temperaturas de selección medidas en condiciones de laboratorio.

Pérez (2005) registró datos sobre la temperatura corporal, aire y sustrato del entorno de *M. tigris*. Los resultados muestran que *M. tigris* se encuentra activa aproximadamente entre las 10-16 horas con una predisposición por termorregular sobre rocas y su temperatura corporal fue de 32.2°C. Respecto a la temperatura del aire y sustrato registró valores estadísticamente similares. Jordán (2011) en cambio reportó temperaturas corporales ligeramente más bajas (29.4°C) para una población de *M. tigris* ubicada en el Zoológico Parque de las Leyendas ubicado en Lima. Observó también que *M. tigris* en un ambiente artificial emplea mayor número de sustratos donde perchar, siendo la temperatura del sustrato del micro-hábitat mayor a la del aire, concluyendo que esta divergencia se debía a la naturaleza del material encontrado en el parque.

Jordán y Pérez (2012) en la especie *M. occipitales* del norte de Perú en Tumbes, estudiaron su ecología termal reportando su temperatura corporal en 36.1°C, además de encontrar influencia tanto del sustrato como del aire para mantener su temperatura en grados óptimos.

Al igual que en capítulo anterior vemos para el género *Microlophus* poca aplicación de los protocolos en el análisis de variables termales, con excepción de Catenazzi *et al.* (2002) y Sepúlveda *et al.* (2008), más aún no se conoce la fisiología de los saurios del Perú y mucho menos como estaría afectando el cambio climático a estas especies.

### **3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS**

#### **3.1. HIPÓTESIS**

$H_1$ :

A) Los individuos de *M. tigris* presentan estrategias conductuales y fisiológicas diferentes en San Bartolomé; lo cual se manifiesta como menores temperaturas corporales, menores rangos de actividad y mayor exposición al sol.

B) Los individuos de *M. tigris* que habitan las Lomas de Mangamarca se encuentran expuestos a  $T_{op}$  más cercanas a su rango de  $T_{sel}$  que los individuos de *M. tigris* que habitan San Bartolomé.

#### **3.2. OBJETIVOS**

##### **3.2.1. OBJETIVO GENERAL**

Comparar las estrategias tanto conductuales (rango de actividad, selección de micro-hábitats y tiempo expendido para termorregular) como fisiológicas ( $T_{sel}$  y constantes de tiempo térmico), que intervienen en la selección de temperaturas corporales, en dos poblaciones de la especie *M. tigris* localizadas en dos hábitats separados altitudinalmente.

##### **3.2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

1.- Evaluar probables diferencias en el uso de micro-hábitats; temperatura corporal ( $T_c$ ), del aire ( $T_a$ ), del sustrato ( $T_s$ ), operacional ( $T_{op}$ ) y de selección ( $T_{sel}$ ) entre la población baja (Lomas de Mangamarca), y alta (distrito de San Bartolomé), durante sus respectivas épocas secas.

2.- Evaluar posibles diferencias entre los patrones conductuales y fisiológicos de *M. tigris* entre la población baja (Lomas de Mangamarca), y alta (distrito de San Bartolomé), durante sus respectivas épocas secas.

#### **4. MATERIALES Y MÉTODOS**

##### **4.1. MATERIALES**

##### **4.1.1. MATERIAL BIOLÓGICO**

Lagartijas de la especie *Microlophus tigris* de las localidades de Lomas de Mangamarca en el distrito de San Juan de Lurigancho en la Provincia de Lima y alrededores del distrito de San Bartolomé en la Provincia de Huarochirí.



**Fig. 3.** *Microlophus tigris*. (A) Macho, (B) hembra y (C) juvenil.



**Fig. 4.** Mapas de las áreas evaluadas. (A) Lomas de Mangomarca, (B) Distrito de San Bartolomé.

#### **4.1.2. MATERIAL DE CAMPO**

- Tres termómetros PDT300-COMARK con medidas de entre -50 a 150°C.
- 03 Data-loggers HOBO® U23 Pro v2 2x External Temperature-U23-003.
- 01 Data-loggers HOBO® U23 Pro v2 Temperature/Relative Humidity - U23-001.
- Un GPS Garmin modelo Etrex 30.
- Ligas.
- Bolsas de tela de tocuyo de 30x20cm.
- Un vernier de metal de 0.05 de precisión.

#### **4.1.3. MATERIAL DE LABORATORIO Y DE PROCESAMIENTO DE DATOS**

- Una gradiente termal de madera y policarbonato (1.5 x 0.5 x 0.3 m)
- Un foco de 300w. Ultra-Vitalux OSRAM
- Un foco de tungsteno de 100w.
- Lectora de data loggers HOBO®
- Malla plástica para corral.
- Thermocouple con sonda de cobre HH-25TC-OMEGA
- Caja de cartón (29x19x17.5cm)
- Una placa de policarbonato (28x14cm)
- Cintas adhesivas transparentes.
- Cinta "duck tape".
- Hielo.
- Geles refrigerantes.
- Un recipiente de aluminio.
- Una computadora para procesar los datos.
- Material de escritorio (lápices, libretas, marcadores, etc).
- Programas estadísticos (Infostat).

## 4.2. MÉTODOS

### 4.2.1. MÉTODOS DE CAMPO

#### 4.2.1.1. ÁREA DE ESTUDIO

El estudio fue realizado en dos localidades del departamento de Lima: Lomas de Mangamarca en el distrito de San Juan de Lurigancho, provincia de Lima (12°00'02"S 76°58'26"O, 250msnm), la cual abarca aproximadamente 1 500 000 km<sup>2</sup> y alrededores del distrito de San Bartolomé, provincia de Huarochirí (11°54'42"S 76°31'45"O, 1750msnm) en el margen izquierdo del valle del Río Rímac en la desembocadura de la quebrada Rio Seco, cerca de la zona reservada de Bosques de Zarate. Las áreas fueron seleccionadas por su diferencia en altitud, ambos lugares fueron evaluados durante sus respectivas épocas secas, Mangamarca entre Febrero y Marzo del 2014 y San Bartolomé entre Septiembre e inicios de Octubre del mismo año. Las lomas de Mangamarca presentan vegetación del tipo estacional, sumamente escasa durante la época seca y conformada principalmente por plantas arbustivas como *Trixis* sp. y cactáceas como *Haageocereus* sp., algunas plantas herbáceas como *Nicotiana paniculata* y *Solanum peruvianum*, además de árboles de tara (*Caesalpinia spinosa*) plantados por la población en la base de las lomas. *Microlophus tigris* comparte el hábitat de lomas con una especie de gecko (*Phyllodactylus lepidopygus*) y una serpiente (*Bothrops pictus*), las cuales fueron observados durante el trabajo. El relieve de Mangamarca está conformado por quebradas y colinas con áreas donde abundan rocas de distintos tamaños y zonas abiertas de tierra poco compacta. En contraste, San Bartolomé presenta mayor variedad de vegetación, entre plantas herbáceas, arbustivas (*Capparis ovalifolia*), cactáceas y arbóreas (*Schinus molle*, *Myrcianthes quinqueloba*, *Caecelpina* sp., *Escallonia resinosa*). En este tipo de ambiente *M. tigris* comparte hábitat con una especie de gecko (*Phyllodactylus lepidopygus*) y una de

serpiente (*Phyllodryas simonsii*). El relieve de San Bartolomé está conformado por quebradas y zonas colinosas, el sustrato está conformado por rocas dispersas y tierra compacta. Cerca de la zona urbanizada la mayor parte del área está conformado por áreas de cultivo principalmente nopaleras (*Opuntia ficus*).

#### **4.2.1.2. CAPTURA Y TOMA DE DATOS**

Fueron realizadas búsquedas exhaustivas dónde previamente fue registrada la presencia de *M. tigris*. Al no ser un método para obtener abundancia o densidad de la especie, la metodología de VES y/o transectos no fue empleada, por lo que los tiempos y las distancias recorridas dependieron de la actividad y la presencia de la especie. Para evitar la toma de datos repetidos se evaluó tramos en diferentes direcciones (Vidal *et al.* 2010).

La captura fue realizada con ayuda de ligas y manualmente, tratando de disminuir al máximo cualquier daño o estrés al animal. Durante las caminatas se registran datos como condición ambiental, lugar de registro, datos geo-referenciales, número de individuos avistados, ubicación (tipo de micro-hábitat),  $T_c$ ,  $T_a$ ,  $T_s$  y masa.

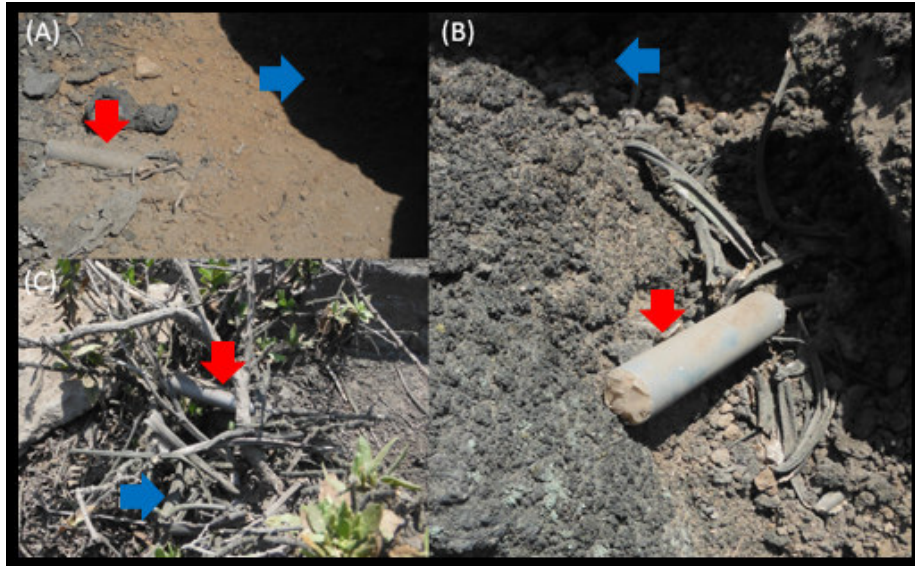
#### **4.2.1.3. TEMPERATURAS TOMADAS EN CADA REGISTRO – TEMPERATURA CORPORAL ( $T_c$ ), TEMPERATURA DEL AIRE ( $T_a$ ) Y TEMPERATURA DEL SUSTRATO ( $T_s$ )**

La temperatura corporal ( $T_c$ ) se tomó en la cloaca, teniendo presente no registrar datos posteriores a treinta segundos después de la captura (para evitar la transferencia de calor hacia el organismo se sostuvo al animal por la cabeza) (Gutiérrez *et al.* 2010). En cada punto de registro se tomó la temperatura del sustrato ( $T_s$ ) sobre el punto exacto de avistamiento y la temperatura del aire ( $T_a$ ) (a un centímetro sobre el suelo) (Sepúlveda *et al.* 2008). El tiempo de toma de temperatura, en todos los casos, fue hasta estabilizar el termómetro, no superando los quince segundos.



#### **4.2.1.4. REGISTROS DE TEMPERATURAS OPERACIONALES ( $T_{op}$ ), TEMPERATURA DEL HABITAT ( $T_h$ ) Y HUMEDAD RELATIVA (HR).**

Para la toma de las  $T_{op}$  se emplearon dispositivos data-loggers ubicados en micro-hábitats donde previamente se observó la presencia de *M. tigris*, siendo seleccionados los micro-hábitats: rocas, tierra y arbustos. Cada dispositivo contó de dos sensores, uno expuesto a los rayos del sol y el otro en una zona de sombra o filtrada. Los sensores antes de ser colocados en los micro-hábitats fueron adaptados al tamaño de *M. tigris* mediante el empleo de un tubo de PVC y corcho (ver Fig. 5 y 6). Las temperaturas fueron registradas cada cinco minutos durante tres días continuos (Gvoždik 2002; Herczeg *et al.* 2003; Sepúlveda *et al.* 2008). Posterior se recortó los datos tomados de acuerdo a las horas de actividad de *M. tigris* en cada localidad, dando un total de veintinueve horas en Lomas de Mangamarca y veinticinco horas en san Bartolomé. Cada modelo registró sus propias  $T_{op}$  siendo empleadas todas al mismo tiempo en el análisis, y siendo su promedio la  $T_{op}$  global. Adicional a ello, se colocó en cada localidad un dispositivo data-loggers de un solo sensor para la toma de temperatura del hábitat ( $T_h$ ) y humedad relativa (HR), el tiempo de toma de datos fue el mismo que para los data-loggers de  $T_{op}$ .



**Fig. 5.** Distribución de los data-loggers por micro-hábitat en Lomas de Mangomarca. (A) Tierra, (B) roca y (C) arbustos. Las flechas rojas indican el sensor expuesto a los rayos del sol, mientras los azules los no expuestos a los rayos del sol.



**Fig. 6.** Distribución de los data-loggers por micro-hábitat en San Bartolomé. (A) Tierra, (B) roca y (C) arbustos. Las flechas rojas indican el sensor expuesto a los rayos del sol, mientras los azules los no expuestos a los rayos del sol.



**Fig. 7.** Data-logger para datos de temperatura del hábitat y humedad relativa (HR).

#### **4.2.1.5. REGISTRO DE DATOS DE COMPORTAMIENTO**

En cada localidad se registró la preferencia en la selección de micro-hábitats (porcentaje de individuos registrados por tipo de micro-hábitat), además se contabilizó el número de individuos por unidad de tiempo para poder determinar el rango de actividad a lo largo del día (Pérez 2005; Jordán 2011). Los rangos de actividad fueron obtenidos a partir de las medianas estadísticas por unidad de tiempo.

#### **4.2.2. MÉTODOS DE LABORATORIO**

##### **4.2.2.1. CONDICIONES DE LABORATORIO**

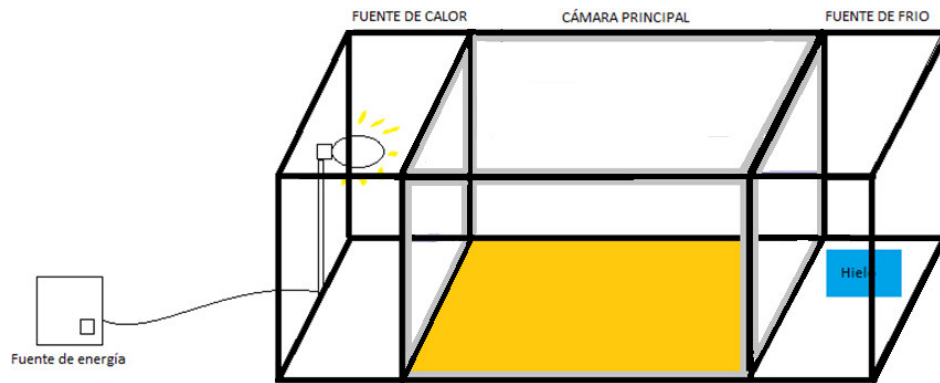
Las pruebas fueron realizadas en cada localidad de evaluación, para evitar efectos del ambiente sobre los test de evaluación. En caso de las lagartijas de lomas fueron

trasladadas al laboratorio de Reproducción y Biología del Desarrollo de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos y las de San Bartolomé fueron evaluadas en un hospedaje del mismo distrito. Posterior a las pruebas los animales fueron liberados en el mismo lugar donde fueron capturados.

#### **4.2.2.2. OBTENCIÓN DEL RANGO DE TEMPERATURAS DE SELECCIÓN ( $T_{sel}$ )**

La  $T_{sel}$  fue medida a partir de la elaboración de una gradiente termal de madera y policarbonato (1.5 x 0.5 x 0.3 m), en la cual se generó un rango de temperaturas entre 16.5 y 42.5°C. Para lograr la diferencia de temperaturas, en cada lado de la gradiente se instaló una cámara, en la primera fue ubicado un foco Ultravitalux de 300w (el cual asemeja la composición de los rayos solares) y en la segunda cámara se colocó geles refrigerantes. Fue fijado en una de las paredes de la gradiente un termocoupla (HH-25TC Omega), del cual desprendía una sonda flexible larga de cobre (0.5m de largo). Dicha sonda fue insertada en la cloaca del animal (aprox. 5mm dentro de la cloaca) y fijada a la base de la cola para evitar que se suelte con ayuda de cinta "duct tape". A manera de tapa se colocó una malla plástica y la parte superior de las cámaras fueron envueltas con papel aluminio para conservar la temperatura interna. Cada prueba tuvo una duración de dos horas, durante las cuales se registró la temperatura corporal cada minuto (Belasen 2013).

Fueron empleados veintiún individuos en cada localidad para la obtención del rango de  $T_{sel}$ , cada grupo estuvo conformado por siete machos, siete hembras y siete juveniles, considerándose  $T_{sel}$  como la media estadística de los datos. Las temperaturas de selección mínimas y máximas  $T_{sel}(mín)$  y  $T_{sel}(máx)$  fueron consideradas como los percentiles 10 y 90 respectivamente (Christoff 2011).



**Fig. 8.** Modelo de gradiente termal empleado.

#### **4.2.2.3. OBTENCIÓN DE LAS CONSTANTES DE TIEMPO TÉRMICO DE CALOR Y FRÍO ( $\tau_h$ y $\tau_c$ ) Y LAS TEMPERATURAS CRÍTICAS (CT<sub>máx</sub> y CT<sub>mín</sub>)**

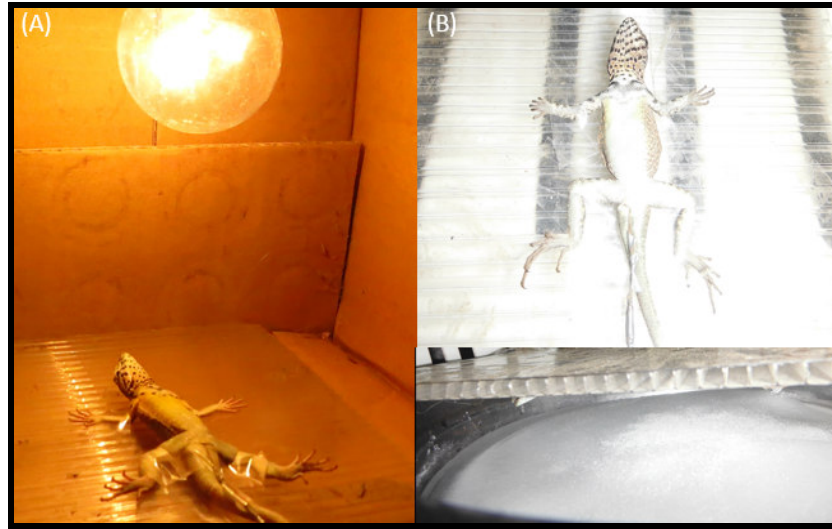
Las constantes de tiempo térmico fueron determinadas a partir de la metodología empleada por Smith (1976), la cual consiste en elevar y disminuir la temperatura corporal de un organismo en intervalos de tiempo. Para los individuos de las en Lomas de Mangamarca se empleó una fuente de calor de 45.2°C y una de frío de 15.8°C, mientras que para los de San Bartolomé se empleó una de calor de 45.3°C y otra de frío de 8.8°C. La fuente de calor consistió en un foco de 100w fijado a una caja de cartón y la de frío de un recipiente de aluminio con hielo.



Las lagartijas fueron fijadas con ayuda de cintas adhesivas transparentes a un soporte de policarbonato con el vientre expuesto hacia el foco (distanciado 15cm). En la cloaca del animal se insertó una sonda de cobre de un termo-coupla (HH-TC Omega) con el fin de registrar los cambios en la temperatura corporal. Para el caso de enfriamiento se colocó el soporte de policarbonato sobre el recipiente de aluminio con la lagartija mirando hacia el hielo a una distancia de 5cm, los intervalos de tiempo fueron de 15 segundos (Gvoždik 2002; Sepúlveda *et al.* 2008).

A partir de la pendiente de la gráfica del logaritmo natural entre la diferencia entre la  $T_c$  y la  $T_a$  vs el tiempo expresado en minutos se obtuvo las constantes de tiempo térmico por el mismo procedimiento empleado por Smith (1976).

En caso de las  $CT_{m\acute{a}x}$  se tomó la temperatura a la cual la lagartija empezaba a aumentar sus pulsaciones cardiacas, acompañada de sofocación, apertura de la boca y movimientos de la cabeza, momento en el que se detenía el experimento y se procedía a regular la temperatura del animal en ambiente más fresco. Por el contrario, para  $CT_{m\acute{i}n}$  se detenía el experimento en el momento donde se observaba reducción de las pulsaciones cardiacas, cierre de los ojos y no se observaba movimiento de la cabeza.



**Fig. 9.** Toma de constantes de calentamiento y CT<sub>máx</sub> (A). Contantes de enfriamiento y CT<sub>mín</sub> (B).

#### 4.2.3. ÍNDICES Y ESTIMACIONES MEDIANTE EL EMPLEO DE LAS VARIABLES TERMALES

##### 4.2.3.1. CÁLCULO DEL ÍNDICE DE EFECTIVIDAD TERMORREGULATORIA (E) MEDIANTE LA OBTENCIÓN DE LOS INDICES DE CUALIDAD TERMAL DEL HABITAT ( $d_{op}$ ) Y PRECISION DE LA TERMORREGULACIÓN ( $d_c$ )

El índice de efectividad de termorregulación (E) evalúa el grado de termorregulación de un organismo (Hertz *et al.* 1993; Gvoždik 2002; Sepúlveda *et al.* 2008).

$$E = 1 - \frac{d_c}{d_{op}}$$

Dónde:

$d_c$ : Es la precisión de la termorregulación, representada por el promedio de los valores absolutos de las diferencias de las temperaturas corporales ( $T_c$ ) respecto a la temperatura de selección ( $T_{sel}$ ), es decir, todos los valores de  $T_c$  que escapan del

intervalo de la  $T_{sel}$  ( $T_{sel}$  está limitado por  $T_{sel}(\text{mín})$  y  $T_{sel}(\text{máx})$ ), de encontrarse dentro los valores de  $T_{sel}$  entonces el valor se considerará cero. Dónde, si  $T_c > T_{sel}$ , entonces  $d_c = [T_c - T_{sel}(\text{máx})]$ ; si  $T_c < T_{sel}$ , entonces,  $d_c = [T_c - T_{sel}(\text{mín})]$ ; si  $T_c = T_{sel}$ , entonces,  $d_c = 0$  (Hertz *et al.* 1993). Valores bajos de  $d_c$  nos indica buena precisión en la termorregulación, mientras que valores altos muestran lo contrario.

$d_{op}$ : Es la cualidad termal del hábitat, representada por el promedio de los valores absolutos de las diferencias en las temperaturas operacionales ( $T_{op}$ ) respecto a la temperatura de selección ( $T_{sel}$ ), es decir, todos los valores de  $T_{op}$  que escapan del intervalo de la  $T_{sel}$ , de encontrarse dentro los valores de  $T_{sel}$  entonces el valor se considerará cero. Dónde, si  $T_{op} > T_{sel}$ , entonces,  $d_{op} = [T_{op} - T_{sel}(\text{máx})]$ ; si  $T_{op} < T_{sel}$ , entonces,  $d_{op} = [T_{op} - T_{sel}(\text{mín})]$ ; si  $T_{op} = T_{sel}$ , entonces,  $d_{op} = 0$  (Hertz *et al.* 1993). Valores bajos de  $d_{op}$  nos indica que el ambiente provee temperaturas apropiadas para el organismo, es decir, temperaturas ambientales dentro del rango de  $T_{sel}$ , mientras que valores altos muestran lo contrario.

E: Es la efectividad de termorregulación. Está formula se basa en la proporción de los índices de precisión de termorregulación ( $d_c$ ) y el índice de cualidad termal del hábitat ( $d_{op}$ ). Cuando  $d_c$  es igual o muy parecido al valor a  $d_{op}$  el valor de E se vuelve cero o cercano a cero, demostrando que no existe o es muy ineficiente los mecanismos de termorregulación, valores cercanos a uno muestran por el contrario tendencia a la eficiencia de la termorregulación (Hertz *et al.* 1993).

#### **4.2.3.2. ESTIMACIÓN DEL TIEMPO DE TOMA DE SOL ( $t_{bask}$ ) Y EL TIEMPO DE FORRAJE ( $t_{forage}$ ) PARA EL CÁLCULO DEL TIEMPO DEL COSTO DE TERMOREGULACIÓN ( $C_t$ ).**

A partir de las constantes de tiempo térmico es posible estimar el tiempo de toma de sol ( $t_{bask}$ ) y el tiempo de forrajeo ( $t_{forage}$ ) (Bakken y Gates 1975). De igual manera que el



índice de cualidad termal del hábitat ( $d_{op}$ ), el índice del tiempo de costo de termorregulación dependerá de los valores de  $T_{op}$  que brinde el hábitat y que estén alejados del intervalo de  $T_{sel}$ , además de las constantes de tiempo térmico ( $\tau_h$  y  $\tau_c$ ).

Para  $T_{op} > T_{sel}(\text{máx})$ ; entonces:

$$t_{bask} = -\tau_h \cdot \ln \left( \frac{T_{sel}(\text{máx}) - T_{op}}{T_{sel}(\text{mín}) - T_{op}} \right)$$

Para  $T_{op} < T_{sel}(\text{mín})$ ; entonces:

$$t_{forage} = -\tau_c \cdot \ln \left( \frac{T_{sel}(\text{mín}) - T_{op}}{T_{sel}(\text{máx}) - T_{op}} \right)$$

Dónde:

$t_{bask}$ : Es el tiempo expresado en minutos de toma de sol, es decir, el tiempo que expende un organismo para alcanzar su temperatura óptima, ello por medio de la exposición del individuo a los rayos solares (termo-regular) (Bakken y Gates 1975).

$t_{forage}$ : Es el tiempo expresado en minutos de forrajeo, es decir, el tiempo en el cual el organismo está desplazándose por su territorio en busca de alimento, pareja, etc. Este tiempo está limitado por la capacidad de retención de calor del organismo (Bakken y Gates 1975).

$\tau_h$ : Constante de tiempo térmico para el calentamiento.

$\tau_c$ : Constante de tiempo térmico para el enfriamiento.

$T_{sel}(\text{máx})$ : Temperatura de selección máxima.

$T_{sel}(\text{mín})$ : Temperatura de selección mínima.

$T_{op}$ : Temperatura operativa

Mediante la comparación de la media de  $t_{bask}$  y la media de  $t_{forage}$  podemos obtener la fracción del potencial de tiempo de actividad por medio del cálculo del tiempo del costo de termo-regulación ( $C_t$ ):

$$C_t = \frac{\bar{t}_{bask}}{\bar{t}_{bask} + \bar{t}_{forage}}$$

Dónde:

$C_t$ : Es el tiempo del costo de termorregulación. Este índice nos permitirá comparar la proporción del tiempo estimado del día que expende un organismo para termorregular (Dreisig 1985).

$\bar{t}_{bask}$ : Es la media de los valores de  $t_{bask}$ .

$\bar{t}_{forage}$ : Es la media de los valores de  $t_{forage}$ .

#### 4.2.4. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para poder realizar las comparaciones entre los datos obtenidos se realizó previamente pruebas de normalidad, en caso de muestras menores a 30 la prueba seleccionada fue Shapiro Wilks modificado, mientras que para muestras mayores a 30 se empleó la prueba de bondad de ajuste de Kolmogorov.

Las  $T_c$  de *M. tigris* de las dos localidades evaluadas presentaron distribución normal, por lo que el efecto de la altitud sobre las  $T_c$  fueron evaluadas por la prueba ANOVA con el fin de observar posibles diferencias entre las dos localidades evaluadas. Así mismo, las  $T_a$  y las  $T_s$  inter-poblaciones fueron evaluadas mediante el test ANOVA por presentar al igual que  $T_c$  normalidad en sus datos.

Por otro lado, las constantes de tiempo térmico ( $\tau$ ) al ser afectadas por la masa no podrían ser compradas solamente por el ANOVA tradicional, por lo cual fueron evaluadas por el método ANCOVA, en el cual la masa fue tomada como co-variable, en este caso se desea conocer si con la altitud *M. tigris* varia sus constantes de tiempo térmico o las mantiene igual.

En caso de las  $T_c$  intra-poblacionales se deseó saber si existe diferencias entre las  $T_c$  de macho, hembras y juveniles en cada locación. Al ser los datos normales su comparación fue mediante la prueba ANOVA.

Respecto a las  $T_{sel}$  estas presentaron distribuciones normales en ambas localidades y por ser muestras menores a 30, las comparé mediante la prueba T-student, tanto en el análisis inter como intra-poblacional, a partir de ello se pudo comprobar si *M. tigris* varía o no su media de  $T_{sel}$  con la altitud y también si lo hace entre machos, hembras y juveniles.

Las  $T_{op}$  al ser muestras independientes su comparación tanto inter (entre las mismas categorías de micro-hábitats) como intra-poblacional (entre diferentes categorías de micro-hábitat) fueron evaluadas mediante la prueba Kruskal wallis, se esperó saber si las esperanzas de las  $T_{op}$  difieren entre las dos localidades o entre categorías de micro-hábitat. Las  $T_h$  y la HR tampoco presentaron distribución normal, y como también son muestras independientes fueron comparadas también por el Kruskal wallis, de la misma manera al caso anterior se quiso saber si la media de  $T_h$  y de HR es afectada por la altura o no.

Los rangos de actividad al ser datos categorizados y discretos se decidió emplear directamente pruebas no-paramétricas, por lo que los comparé mediante la prueba Kolmogorov-smirnov, la cual me permitió observar si ambas muestras provienen de la misma distribución. Para concluir esta sección, la preferencia en la selección de micro-hábitats las evalué por medio del test U-mann Whitney, en este caso la variable cualitativa es la localidad y la cuantitativa el número de individuos avistados.

El valor de significancia empleado fue de  $\alpha=0.05$  y el programa utilizado para las pruebas estadísticas fue el paquete estadístico libre Infostat (Di Rienzo *et al.* 2008).

## 5. RESULTADOS

### 5.1. PRUEBAS DE NORMALIDAD

A continuación en las tablas (de la Tabla 1 a la Tabla 5) se muestran las pruebas de normalidad para los datos empleados.

**Tabla 1.** Descripción de las variables estudiadas y pruebas de bondad de ajuste (Kolmogorov) para normalidad de la temperatura corporal ( $T_c$ ), del aire ( $T_a$ ), del sustrato ( $T_s$ ), del hábitat ( $T_h$ ) y de la humedad relativa (HR) por localidad. Se indican los valores no significativos (NS,  $p > 0.05$ ) y significativos (S,  $p < 0.05$ ). El valor "D" representa el estadístico empleado por la prueba.

Localidad	Variable	media	varianza	n	D	p-valor
A	Tc	34.44	3.95	70	0.14	0.1403
B	Tc	33.25	5.51	42	0.13	0.5016
A	Ta	31.31	6.25	70	0.08	0.7195
B	Ta	30.91	8.81	42	0.15	0.2963
A	Ts	36.70	21.7	70	0.08	0.7590
B	Ts	37.69	31.62	42	0.14	0.4049
A	Th	30.36	27.94	322	0.12	0.0001
B	Th	26.75	7.65	283	0.13	0.0002
A	HR	49.86	319.76	322	0.26	<0.0001
B	HR	23.97	18.48	283	0.11	0.0027

**A: Lomas de Mangormaca; B: San Bartolomé**

**Tabla 2.** Descripción de las variables estudiadas y pruebas de bondad de ajuste (Kolmogorov) para normalidad de la temperatura operacional (Top) por micro-hábitat y por localidad. Se indican los valores significativos (S,  $p < 0.05$ ). El valor "D" representa el estadístico empleado por la prueba.

Localidad	Micro-habitat	Variable	media	varianza	n	D	p-valor
A	Arbustos	Top	31.27	17.89	690	0.12	<0.0001
B	Arbustos	Top	33.14	104.83	564	0.08	0.0006
A	Rocas	Top	31.02	34.90	692	0.10	<0.0001
B	Rocas	Top	34.41	66.47	564	0.12	<0.0001
A	Tierra	Top	35.83	78.02	684	0.11	<0.0001
B	Tierra	Top	37.46	136.21	588	0.18	<0.0001

**A: Lomas de Mangomarca; B: San Bartolomé**

**Tabla 3.** Descripción de las variables estudiadas y pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks) para normalidad de las temperaturas corporales ( $T_c$ ) entre estadios (macho adulto, hembra adulta y juvenil). Se indican los valores no significativos (NS,  $p>0.05$ ). El valor “W\*” representa el estadístico empleado por la prueba, mientras que D.E. representa la desviación estándar.

	<b>Variable</b>	<b>n</b>	<b>Media</b>	<b>D.E.</b>	<b>W*</b>	<b>p(Unilateral D)</b>
H	Tc (Mangomarca)	32	34.53	1.90	0.96	0.6045
J	Tc (Mangomarca)	22	33.94	2.17	0.95	0.6183
M	Tc (Mangomarca)	16	34.94	1.86	0.85	0.1213
H	Tc (San Bartolomé)	12	33.78	2.14	0.89	0.2227
J	Tc (San Bartolomé)	16	32.59	2.06	0.92	0.3427
M	Tc (San Bartolomé)	14	33.55	2.78	0.97	0.9091

**H: hembra; J: Juvenil; M: Macho**

**Tabla 4.** Descripción de las variables estudiadas y pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks) para normalidad de las temperaturas de selección ( $T_{sel}$ ) y constantes de tiempo térmico (Tau) por localidad. Se indican los valores no significativos (NS,  $p>0.05$ ). El valor “W\*” representa el estadístico empleado por la prueba, mientras que D.E. representa la desviación estándar.

<b>Loc.</b>	<b>Variable</b>	<b>n</b>	<b>Media</b>	<b>D.E.</b>	<b>W</b>	<b>p(Una cola)</b>
A	Tsel	21	32.86	2.22	0.97	0.8488
B	Tsel	21	33.75	1.46	0.90	0.0770
A	Tau (calor)	21	1.90	0.64	0.94	0.4012
B	Tau (calor)	21	2.70	1.04	0.93	0.3695
A	Tau (Frio)	21	4.76	1.08	0.95	0.5897
B	Tau (Frio)	21	3.39	0.68	0.95	0.5399

**A: Lomas de Mangomarca; B: San Bartolomé**

**Tabla 5.** Descripción de las variables estudiadas y pruebas de normalidad (Shapiro-Wilks) para normalidad de las temperaturas de selección ( $T_{sel}$ ) por estadio (macho adulto, hembra adulta y juvenil). Se indican los valores no significativos (NS,  $p>0.05$ ). El valor “W\*” representa el estadístico empleado por la prueba, mientras que D.E. representa la desviación estándar.

	<b>Variable</b>	<b>n</b>	<b>Media</b>	<b>D.E.</b>	<b>W*</b>	<b>p (Una cola)</b>
H	Tsel (Mangamarca)	7	33.77	1.91	0.93	0.6505
J	Tsel (Mangamarca)	7	32.74	1.77	0.98	0.9640
M	Tsel (Mangamarca)	7	32.07	2.81	0.91	0.4578
H	Tsel (San Bartolomé)	7	33.14	1.16	0.86	0.2225
J	Tsel (San Bartolomé)	7	33.36	1.79	0.90	0.3894
M	Tsel (San Bartolomé)	7	34.74	0.89	0.82	0.0811

**H: hembra; J: Juvenil; M: Macho**

Bajo estos datos de normalidad o de no normalidad se procedió a aplicar las respectivas pruebas estadísticas explicadas en el inciso anterior y las cuales mostraré sus resultados a continuación.

## **5.2. TEMPERATURA CORPORAL ( $T_c$ ), TEMPERATURA DEL AIRE ( $T_a$ ) Y TEMPERATURA DEL SUSTRATO ( $T_s$ )**

Fueron capturados 70 individuos en Lomas de Mangamarca y 42 en el distrito de San Bartolomé, el primer grupo estuvo compuesto por 16 machos, 32 hembras y 22 juveniles; mientras que el segundo por 14 machos, 12 hembras y 16 juveniles. Al compararse las medias de las  $T_c$  por la prueba ANOVA se obtuvieron valores significativos que indicarían selección de temperaturas corporales ligeramente más elevadas por parte de la población de lomas (ANOVA,  $F_{(1,110)}=8.14$ ,  $P=0.0052$ ). Los valores de los promedios de las  $T_c$  en la Tabla 11.

**Tabla 6.** Análisis de la varianza de las  $T_c$  entre las dos localidades de Lomas de Mangamarca y San Bartolomé. Se indica el valor significativo (S,  $p < 0.05$ ). El valor “F” representa el estadístico empleado por la prueba y “gl” los grados de libertad.

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
Tc	112	0.07	0.06	6.26

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	36.91	1	36.91	8.14	0.0052
Localidad	36.91	1	36.91	8.14	0.0052
Error	498.57	110	4.53		
Total	535.47	111			

Adicionalmente, en cada localidad no se evidencio diferencias en la selección de temperaturas corporales entre machos, hembras y juveniles (ANOVA,  $F_{(2,67)}=1.25$ ,  $P=0.2939$ , Mangamarca; ANOVA,  $F_{(2,39)}=1.06$ ,  $P=0.3545$ , San Bartolomé).

**Tabla 7.** Análisis de la varianza de las  $T_c$  entre estadios (macho adulto, hembra adulta y juvenil) en lomas de Mangamarca. Se indica el valor no significativo (NS,  $p > 0.05$ ). El valor “F” representa el estadístico empleado por la prueba y “gl” los grados de libertad.

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
Tc	70	0.04	0.01	5.75

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	9.79	2	4.89	1.25	0.2939
Estadio	9.79	2	4.89	1.25	0.2939
Error	262.93	67	3.92		
Total	272.72	69			

**Tabla 8.** Análisis de la varianza de las  $T_c$  entre estadios (macho adulto, hembra adulta y juvenil) en San Bartolomé. Se indica el valor no significativo (NS,  $p>0.05$ ). El valor “F” representa el estadístico empleado por la prueba y “gl” los grados de libertad.

<b>Variable</b>	<b>N</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>R<sup>2</sup> Aj</b>	<b>CV</b>
Tc	42	0.05	3.2E-03	7.05

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

<b>F.V.</b>	<b>SC</b>	<b>gl</b>	<b>CM</b>	<b>F</b>	<b>p-valor</b>
Modelo.	11.70	2	5.85	1.06	0.3545
Estadio	11.70	2	5.85	1.06	0.3545
Error	214.15	39	5.49		
Total	225.85	41			

La  $T_a$  y la  $T_s$  de los micro-habitats a diferencia de los valores de las  $T_c$  no presentaron diferencias entre las dos localidades (ANOVA,  $F_{(1,110)}=0.58$ ,  $P=0.4468$ ,  $T_a$ ; ANOVA,  $F_{(1,109)}=1.10$ ,  $P=0.3171$ ,  $T_s$ ).

**Tabla 9.** Análisis de la varianza de las  $T_a$  entre las dos localidades de Lomas de Mangomarca y San Bartolomé. Se indica el valor significativo (S,  $p<0.05$ ). El valor “F” representa el estadístico empleado por la prueba y “gl” los grados de libertad.

<b>Variable</b>	<b>N</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>R<sup>2</sup> Aj</b>	<b>CV</b>
Ta	112	0.01	0.00	8.61

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

<b>F.V.</b>	<b>SC</b>	<b>gl</b>	<b>CM</b>	<b>F</b>	<b>p-valor</b>
Modelo.	4.20	1	4.20	0.58	0.4468
Localidad	4.20	1	4.20	0.58	0.4468
Error	792.62	110	7.21		
Total	796.82	111			



**Tabla 10.** Análisis de la varianza de las  $T_s$  entre las dos localidades de Lomas de Mangomarca y San Bartolomé. Se indica el valor significativo (S,  $p < 0.05$ ). El valor “F” representa el estadístico empleado por la prueba y “gl” los grados de libertad.

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	CV
Ts	112	0.01	9.1E-05	13.59

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	25.65	1	25.65	1.01	0.3171
Localidad	25.65	1	25.65	1.01	0.3171
Error	2793.66	110	25.40		
Total	2819.31	111			

Por otro lado, en ambas poblaciones se encontró mayor efecto de la  $T_a$  sobre la  $T_c$  en comparación con la  $T_s$ , ( $R^2 = 0.20$ ,  $P < 0.0001$ ;  $T_c = 23.40 + 0.26 T_a + 0.08 T_s$ , Mangomarca;  $R^2 = 0.24$ ,  $P < 0.0001$ ;  $T_c = 21.87 + 0.23 T_a + 0.12 T_s$ , San Bartolomé), indicando una mayor predisposición hacia la helioterapia. Los datos de  $T_c$ ,  $T_a$  y  $T_s$  son mostrados en la Tabla 10 y los datos de  $T_c$  separados por machos, hembras y juveniles en la Tabla 11.

**Tabla 11.** Temperaturas corporales ( $T_c$ ), de aire ( $T_a$ ) y sustrato ( $T_s$ ) de las dos localidades evaluadas.

Localidad	$T_c$ (°C)		$T_a$ (°C)		$T_s$ (°C)		n
	PROMEDIO ± SE	INTERVALO	PROMEDIO ± SE	INTERVALO	PROMEDIO ± SE	RANGO	
Lomas de Mangomarca	34.2 ± 0.2	29-38.9	31.3 ± 0.3	26.7-38.7	36.7 ± 0.6	26.8-46.2	70
San Bartolomé	33.3 ± 0.4	27.1-38.7	30.9 ± 0.5	25.2-35.9	37.7 ± 0.9	27.7-45.9	42

**Tabla 12.** Temperaturas corporales ( $T_c$ ) entre machos, hembras y juveniles por localidad.

Localidad	$T_c$ -Machos ( $^{\circ}\text{C}$ )			$T_c$ -Hembras ( $^{\circ}\text{C}$ )			$T_c$ -Juveniles ( $^{\circ}\text{C}$ )		
	PROMEDIO $\pm$ SE	INTERVALO	n	PROMEDIO $\pm$ SE	INTERVALO	n	PROMEDIO $\pm$ SE	INTERVALO	n
Lomas de Mangamarca	35.1 $\pm$ 0.4	29.8-37	19	34.7 $\pm$ 0.3	30.3-38.9	34	34.0 $\pm$ 0.5	29-37.3	22
San Bartolomé	33.3 $\pm$ 0.4	27.1-38.7	14	33.6 $\pm$ 0.8	31.1-37.8	12	32.6 $\pm$ 0.5	29.9-37	16

### 5.3. TEMPERATURAS OPERACIONALES ( $T_{op}$ ), TEMPERATURA DEL HABITAT ( $T_h$ ) Y HUMEDAD RELATIVA (HR)

En todos los casos las  $T_{op}$  de los modelos expuestos registraron temperaturas más elevadas a la de los modelos filtrados durante el rango de actividad de *M. tigris*, con excepción del micro-hábitat arbustos, en el cual la  $T_{op}$  del modelo filtrado registró temperaturas más elevadas tanto en Lomas de Mangamarca como en San Bartolomé (Ver Fig. 10, 11 y 12.). Las  $T_{op}$  difirieron entre las dos localidades (Kruskal Wallis,  $H_{(5)}=189.21$ ,  $P<0.0001$ ), solo asemejándose el micro-hábitat tierra. Las medianas de las  $T_{op}$  al analizarse por separado difirieron en los tres micro-hábitats y en ambas localidades siendo mayores en San Bartolomé (Kruskal Wallis,  $H_{(1)}=73.07$ ,  $P<0.0001$ , Rocas;  $H_{(1)}=4.87$ ,  $P=0.0274$ , Tierra;  $H_{(1)}=18.56$ ,  $P<0.0001$ , Arbustos).

**Tabla 13.** Análisis de la varianza no paramétrica (Kruskal Wallis) de las  $T_{op}$  entre las dos localidades. Se indica el valor significativo (S,  $p < 0.05$ ). El valor “H” representa el estadístico empleado por la prueba, “M-H” es el micro-habitatd, “V” es la variable, “Loc” es la localidad, “DE” es la desviación estándar y “gl” los grados de libertad.

V.	Loc.	M-H	N	Medias	D.E.	Medianas	gl	H	p
Top	A	Arbustos	690	31.27	4.23	32.19	5	189.21	<0.0001
Top	A	Rocas	692	31.02	5.91	29.63			
Top	A	Tierra	684	35.83	8.83	34.66			
Top	B	Arbustos	564	33.14	10.24	33.03			
Top	B	Rocas	564	34.41	8.15	36.09			
Top	B	Tierra	588	37.46	11.67	32.83			

**A: Lomas de Mangamarca; B: San Bartolomé**

Tratamiento	Ranks
Mangamarca:Rocas	1551.87 N
Mangamarca:Arbustos	1626.03 N
San Bartolomé:Arbustos	1886.99 M
San Bartolomé::Rocas	2100.98 L
Mangamarca:Tierra	2112.98 L
San Bartolomé::Tierra	2148.48 L

*Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0.05$ )*

**Tabla 14.** Análisis de la varianza no paramétrica (Kruskal Wallis) de las  $T_{op}$  entre las mismas categorías de micro-hábitats de las dos localidades. Se indica los valores significativos (S,  $p < 0.05$ ). El valor “H” representa el estadístico empleado por la prueba, “M-H” es el micro-habitatd, “V” es la variable, “Loc” es la localidad, “DE” es la desviación estándar y “gl” los grados de libertad.

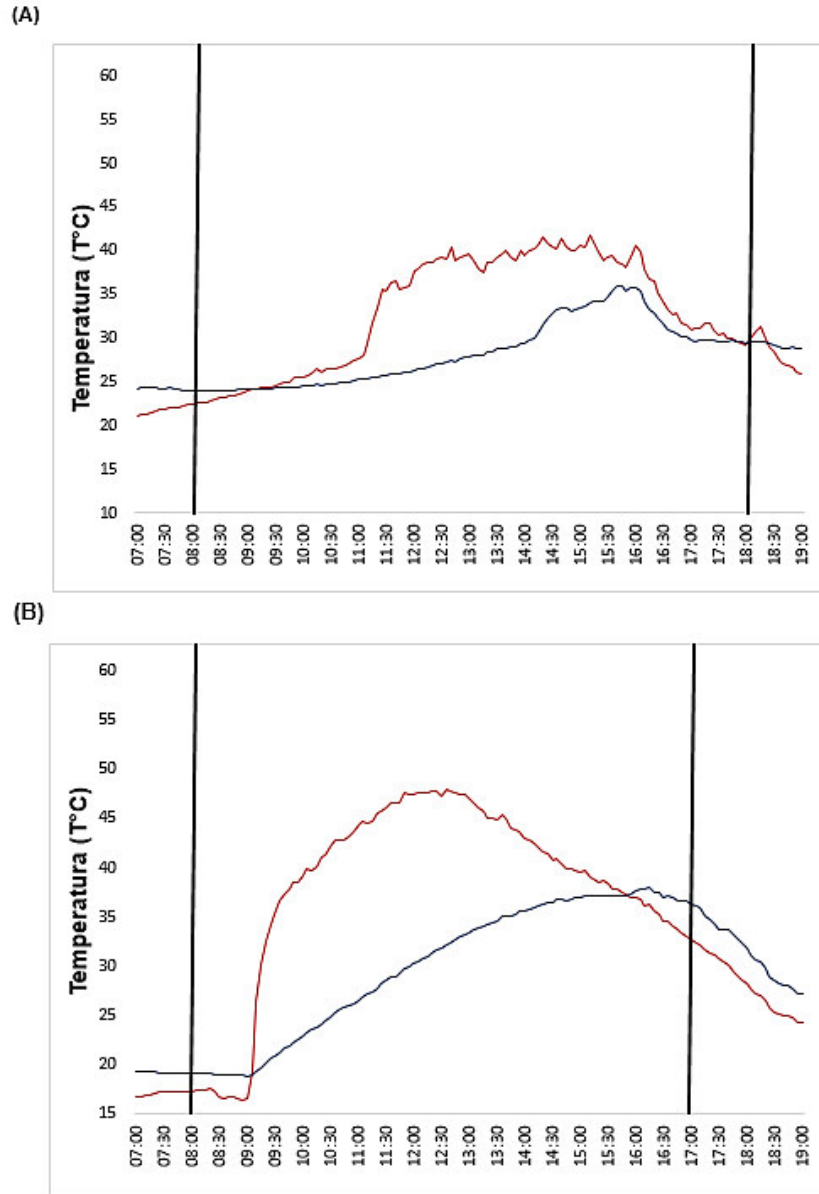
M-H	V.	Loc.	N	Medias	D.E.	Medianas	gl	H	p
Rocas	Top	A	692	31.02	5.91	29.63	1	73.07	<0.0001
Rocas	Top	B	564	34.41	8.15	36.09			

M-H	V.	Loc.	N	Medias	D.E.	Medianas	gl	H	p
Tierra	Top	A	684	35.83	8.83	34.66	1	4.87	0.0274
Tierra	Top	B	588	37.46	11.67	32.83			

M-H	V.	Loc.	N	Medias	D.E.	Medianas	gl	H	p
Arbustos	Top	A	690	31.27	4.23	32.19	1	18.56	<0.0001
Arbustos	Top	B	564	33.14	10.24	33.03			

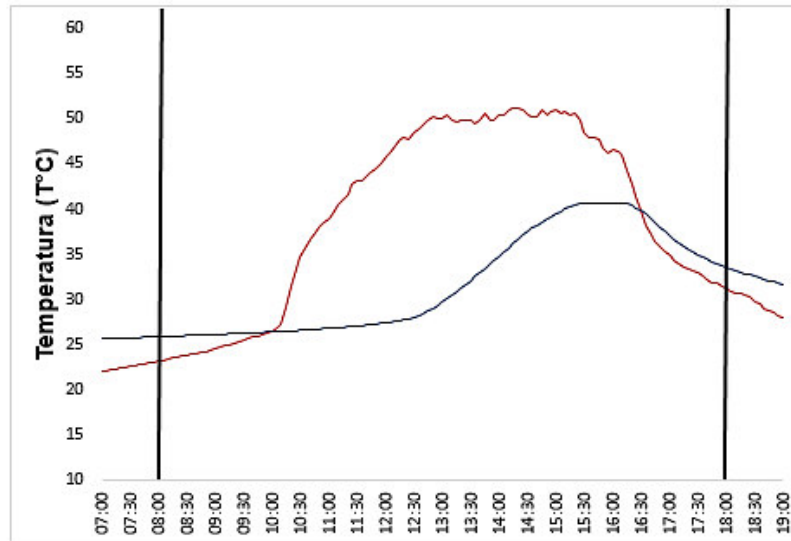
**A: Lomas de Mangamarca; B: San Bartolomé**

La  $T_{op}$  global, así como sus valores máximos y mínimos son mostrados en la Tabla 15. Las gráficas en las figuras Fig. 8, Fig. 9 y Fig. 10, representan la variación de las  $T_{op}$  para un día en cada micro-hábitat.

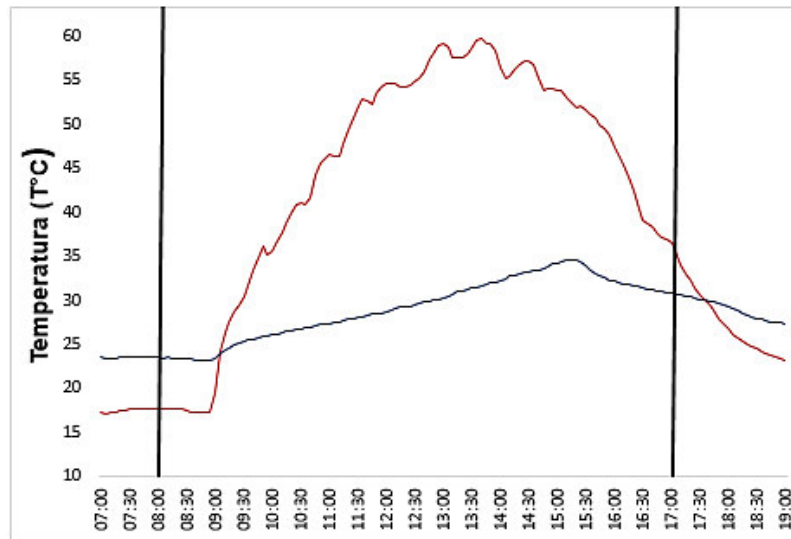


**Fig. 10.**  $T_{op}$  registradas para el micro-hábitat rocas durante un día. (A) Lomas de Mangomarca, (B) San Bartolomé. La línea color azul indica las temperaturas medidas en grados celsius ( $^{\circ}\text{C}$ ) para el modelo filtrado, mientras que la línea roja lo hace para el modelo expuesto.

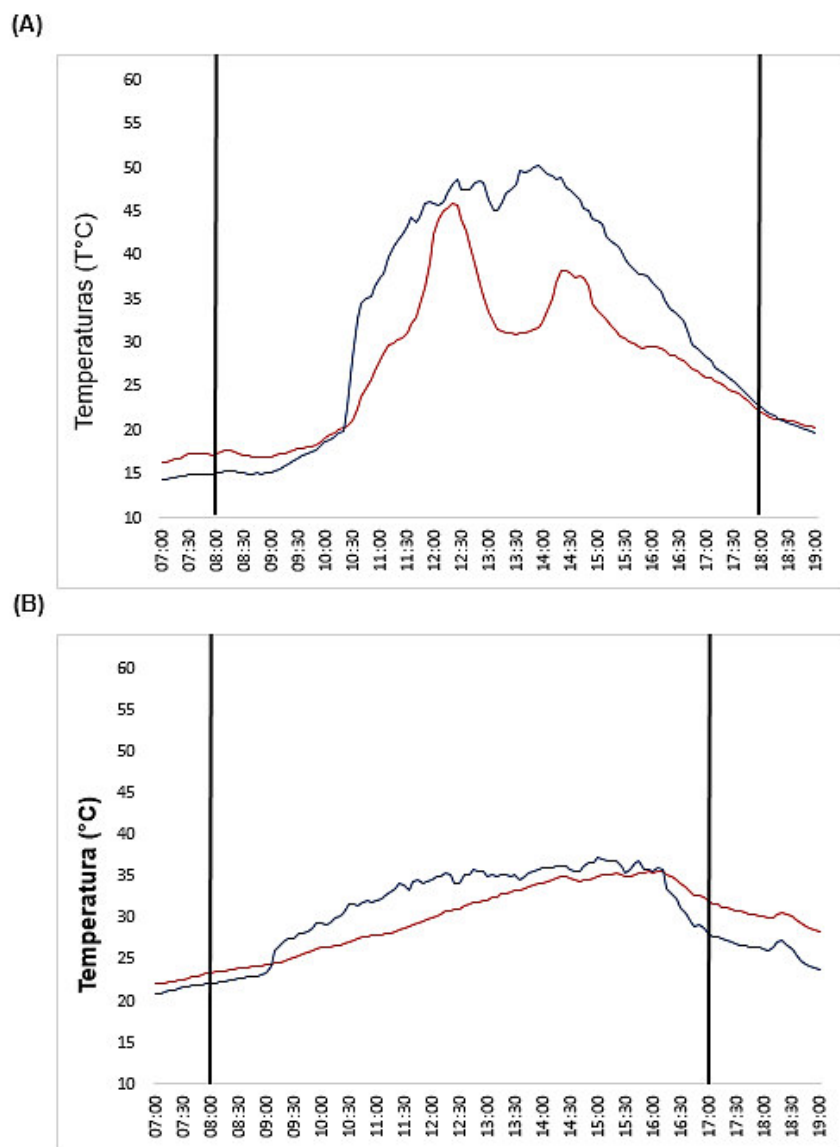
(A)



(B)



**Fig. 11.**  $T_{op}$  registradas para el micro-hábitat tierra durante un día. (A) Lomas de Mangamarca, (B) San Bartolomé. La línea color azul indica las temperaturas medidas en grados celsius ( $^{\circ}\text{C}$ ) para el modelo filtrado, mientras que la línea roja lo hace para el modelo expuesto.



**Fig. 12.**  $T_{op}$  registradas para el micro-hábitat arbustos durante un día. (A) Lomas de Mangomarca, (B) San Bartolomé. La línea color azul indica las temperaturas medidas en grados celsius ( $^{\circ}\text{C}$ ) para el modelo filtrado, mientras que la línea roja lo hace para el modelo expuesto.

**Tabla 15.** Temperaturas operativas ( $T_{op}$ ) de los modelos expuesto y filtrado así como las temperaturas globales durante los tres días para las localidades evaluadas. Exp: Modelo expuesto; Filt= Modelo filtrado.

		$T_{op}$ (°C)					$T_{op}$ (°C)		
Localidad	Modelo	Promedio $\pm$ SE	Intervalo	n	Localidad	Modelo	Promedio $\pm$ SE	Intervalo	n
Lomas de Mangomarca	Exp.	34.7 $\pm$ 0.25	22-53.3	1033	San Bartolomé	Exp.	38 $\pm$ 0.38	16.5-59.7	858
	Filt.	30.6 $\pm$ 4.88	21.5-40.9	1033		Filt.	32.1 $\pm$ 0.29	15.1-51.3	858
	Total	32.7 $\pm$ 0.15	21.5-53.3	2066		Total	35.0 $\pm$ 0.25	15.1-59.7	1716

Analizando las  $T_{op}$  por separado, para Lomas de Mangomarca, se observa diferencias entre los tres micro-hábitats (Kruskal Wallis,  $H_{(2)}=113.20$ ,  $P<0.0001$ ) siendo tierra la que presenta registros de mayores temperaturas, en tanto rocas y arbustos estarían proporcionando temperaturas similares.

**Tabla 16.** Análisis de la varianza no paramétrica (Kruskal Wallis) de las  $T_{op}$  intra-poblacional para Lomas de Mangomarca. Se indica el valor significativo (S,  $p<0.05$ ). El valor “H” representa el estadístico empleado por la prueba, “M-H” es el micro-habitatd, “V” es la variable, “Loc” es la localidad, “DE” es la desviación estándar y “gl” los grados de libertad.

Loc.	V.	M-H	N	Medias	D.E.	Medianas	gl	H	p
Mangomarca	Top	Arbustos	690	31.27	4.23	32.19	2	113.20	<0.0001
Mangomarca	Top	Rocas	692	31.02	5.91	29.63			
Mangomarca	Top	Tierra	684	35.83	8.83	34.66			

Trat.	Ranks
Rocas	908.07 A
Arbustos	965.32 A
Tierra	1229.18 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0.05$ )

En contraste para San Bartolomé mediante el mismo análisis se encontró diferencias significativas entre los tres micro-hábitats, siendo tierra y rocas los micro-hábitats que presentaron temperaturas más elevadas (Kruskal Wallis,  $F_{(2)}=18.57$ ,  $P=0.0001$ ).

**Tabla 17.** Análisis de la varianza no paramétrica (Kruskal Wallis) de las  $T_{op}$  intra-poblacional para San Bartolomé. Se indica el valor significativo (S,  $p<0.05$ ). El valor “H” representa el estadístico empleado por la prueba, “M-H” es el micro-habitatd, “V” es la variable, “Loc” es la localidad, “DE” es la desviación estándar y “gl” los grados de libertad.

Loc.	V.	M-H	N	Medias	D.E.	Medianas	gl	H	P
San Bart. Top	Arbustos		564	33.14	10.24	33.03	2	18.57	0.0001
San Bart. Top	Rocas		564	34.41	8.15	36.09			
San Bart. Top	Tierra		588	37.46	11.67	32.83			

Trat.	Ranks
Arbustos	790.82 A
Rocas	866.27 B
Tierra	915.97 B

*Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0.05$ )*

**Tabla 18.** Temperaturas operativas ( $T_{op}$ ) por micro-hábitat.

Localidad	Micro Hábitat	$T_{op}$ (°C) $\pm$ SE	Intervalo
Lomas de Mangomarca	Rocas	$31.0 \pm 0.2$	22-43
	Tierra	$35.8 \pm 0.3$	23.4-53.3
	Arbustos	$31.3 \pm 0.2$	21.5-37.4
Localidad	Micro Hábitat	$T_{op}$ (°C) $\pm$ SE	Rango
San Bartolomé	Rocas	$34.4 \pm 0.3$	16.5-47.9
	Tierra	$37.5 \pm 0.5$	17.2-59.7
	Arbustos	$33.1 \pm 0.4$	15.1-38



Respecto a la temperatura del hábitat ( $T_h$ ) las temperaturas y la humedad relativa (HR) más elevada fueron registradas para Lomas de Mangamarca (Kruskal Wallis,  $H_{(1)}=57.96$ ,  $P<0.0001$ ,  $T_h$ ; Kruskal Wallis,  $H_{(1)}=434.18$ ,  $P<0.0001$ , HR) (Tabla 5.)

**Tabla 19.** Análisis de la varianza no paramétrica (Kruskal Wallis) de las  $T_h$  (durante tres días) entre las dos localidades evaluadas. Se indica el valor significativo (S,  $p<0.05$ ). El valor “H” representa el estadístico empleado por la prueba, “DE” es la desviación estándar y “gl” los grados de libertad.

Variable	Localidad	N	Medias	D.E.	Medianas	gl	H	p
$T_h$	A	322	30.36	5.29	31.12	1	57.96	<0.0001
$T_h$	B	283	26.75	2.77	27.43			

**A: Lomas de Mangamarca; B: San Bartolomé**

**Tabla 20.** Análisis de la varianza no paramétrica (Kruskal Wallis) de las HR (durante tres días) entre las dos localidades evaluadas. Se indica el valor significativo (S,  $p<0.05$ ). El valor “H” representa el estadístico empleado por la prueba, “DE” es la desviación estándar y “gl” los grados de libertad.

Variable	Localidad	N	Medias	D.E.	Medianas	gl	H	p
HR	A	283	23.97	4.30	23.21	1	434.18	<0.0001
HR	B	322	49.86	17.88	42.95			

**A: Lomas de Mangamarca; B: San Bartolomé**

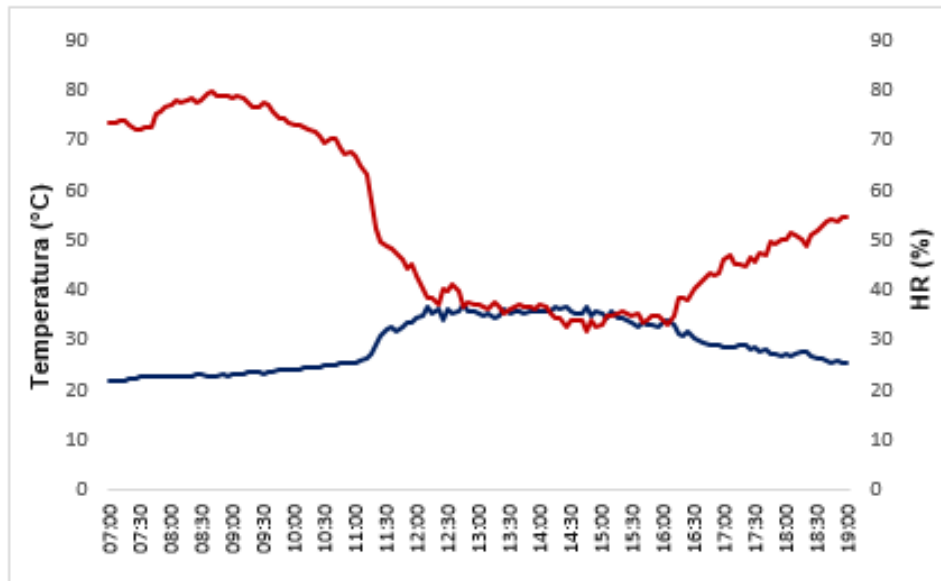
**Tabla 21.** Temperaturas del hábitat ( $T_h$ ) y humedad relativa (HR) para Lomas de Mangomarca y San Bartolomé.

	$T_h$ (°C)	Rango	HR (%)	Intervalo
<b>Lomas de Mangomarca</b>	$30.4 \pm 0.3$	21.5-38.6	49.9	29-86
<b>San Bartolomé</b>	$26.7 \pm 0.2$	17.2-30.4	24.0	17.9-36.1

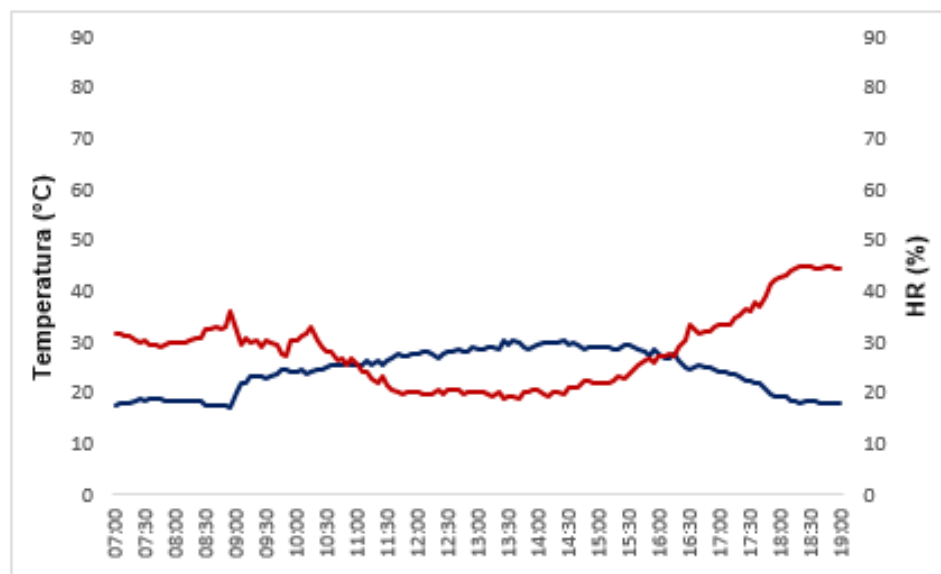
Nota: Todos los valores son dados por Promedio  $\pm$  SE

Con ayuda del Canadian Humidex Calculator (<http://www.csgnetwork.com/canhumidexcalc.html>) fue determinada la sensación térmica para cada localidad obteniéndose un valor de 37°C en Lomas de Mangomarca y conservándose en 26.7°C para San Bartolomé.

(A)



(B)



**Fig. 13.** Temperatura (línea azul) y humedad relativa (línea roja) del hábitat para un día. (A) Lomas de Mangomarca, (B) San Bartolomé.

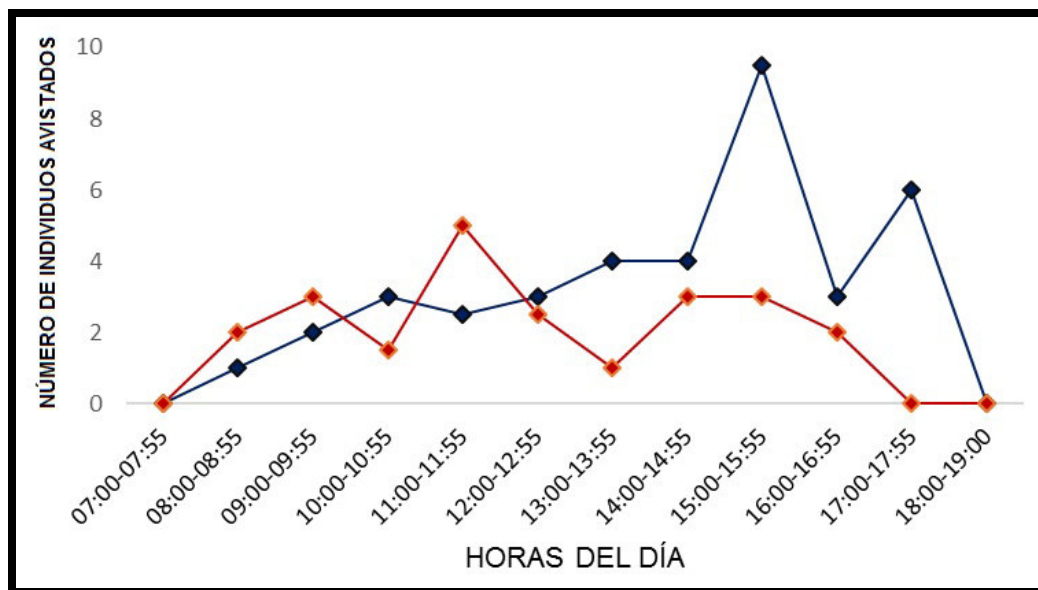
#### 5.4. DATOS DE COMPORTAMIENTO: RANGOS DE ACTIVIDAD Y PREFERENCIA DE MICROHÁBITATS

En total se avistaron 106 individuos en Lomas de Mangamarca y 65 en San Bartolomé. Las lagartijas fueron observadas empezando las 08:00 horas en ambas poblaciones y terminado a las 18:00 horas en Mangamarca y a las 17:00 horas en San Bartolomé, estadísticamente no hubo diferencias entre las dos poblaciones (Kolmogorov-Smirnov,  $KS=0.50$ ,  $P<0.10$ ). En contraste, a partir del histograma generado (Fig. 13) fue posible apreciar en la población baja la existencia de un pico de actividad entre las 14:00 y 16:00 horas mientras que en la población alta la frecuencia de individuos avistados fue más constante a lo largo del día, apreciándose un pequeño incremento entre las 10:00 y 12:00 horas.

**Tabla 22.** Prueba Kolmogorov-Smirnov para dos muestras de los rangos de actividad de *M. tigris* entre las dos localidades evaluadas. Se indica el valor no significativo (NS,  $p>0.05$ ). El valor “KS” representa el estadístico empleado por la prueba, “V” es la variable número de horas (N°), “G” es el grupo por localidad, “n” es la cantidad de individuos, “M” es la media estadística, “DE” es la desviación estándar, “Med” es la mediana y “gl” los grados de libertad.

<u>Clas.</u>	<u>V.</u>	<u>G.1</u>	<u>G.2</u>	<u>n(1)</u>	<u>n(2)</u>	<u>M(1)</u>	<u>M(2)</u>	<u>DE(1)</u>	<u>DE(2)</u>	<u>Med(1)</u>	<u>Med(2)</u>	<u>KS</u>
Loc.	N°	A	B	12	12	3.25	2.00	2.73	1.54	3.00	2.00	0.50

p(2 colas)  
<0.10



**Fig. 14.** Rango de actividad de *M. tigris* durante el día. La línea color azul representa a la población de Lomas de Mangamarca (n=106), mientras que la línea color roja representa a la población de San Bartolomé (n=65).

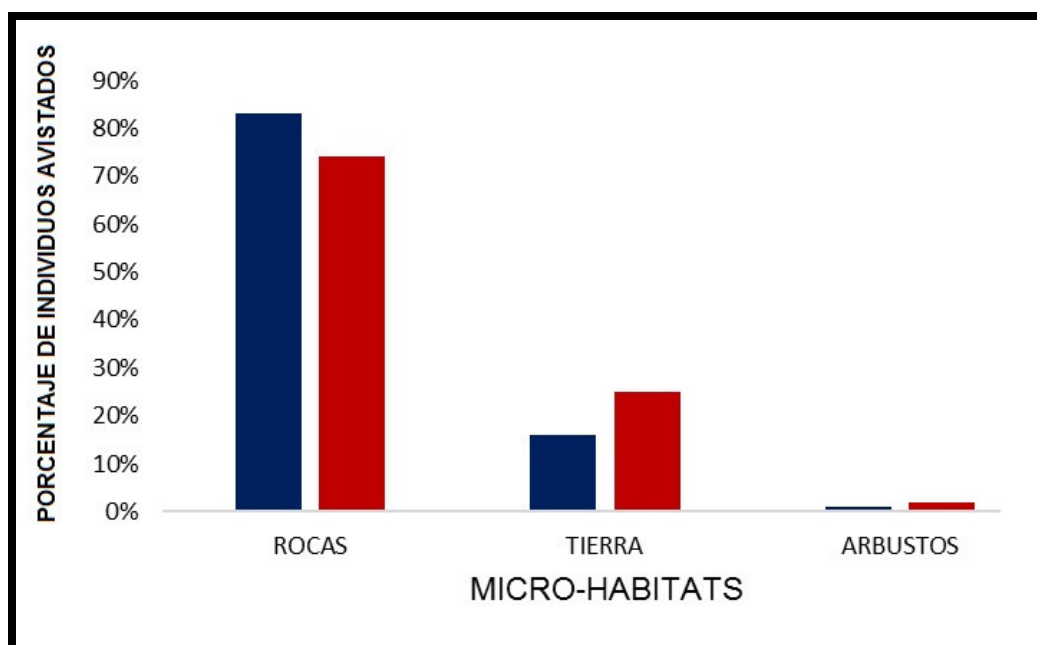
*Microlophus tigris* mostró mayor preferencias en la selección de micro-hábitats rocosos (83% en Lomas de Mangamarca y 74% en San Bartolomé), en segunda lugar empleó tierra (16% en Lomas de Mangamarca y 25% en San Bartolomé) y únicamente se tuvo un registro de un individuo en cada localidad empleando arbustos como micro-hábitats (1% en Lomas de Mangamarca y 2% en San Bartolomé). La preferencia en el uso de micro-hábitats en ambas localidades fue estadísticamente similar (U-mann whitney,  $W=10.50$ ,  $P>0.9999$ ).

**Tabla 23.** Prueba U-mann Whitney para muestras independientes de las categorías de preferencia por micro-hábitats entre las dos localidades evaluadas. Se indica el valor no significativo (NS,  $p>0.05$ ). El valor “W” representa el estadístico empleado por la prueba, “V” es la variable número de individuos (N), “G” es el grupo por localidad, “n” es el número de categorías, “M” es la media estadística, “DE” es la desviación estándar, “Med” es la mediana y “gl” los grados de libertad.

Clas.	V.	G.1	G.2	n(1)	n(2)	M(1)	M(2)	DE(1)	DE(2)	Med(1)	Med(2)	W
Loc.	N°	A	B	3	3	35.33	21.67	46.31	18.88	17.00	26.00	10.50

p(2 colas)

>0.9999



**Fig. 15.** Histograma de la preferencia en el uso de micro-hábitats de *M. tigris* durante 13 días en Lomas de Mangamarca (azul) y durante 10 días en San Bartolomé (rojo).

## 5.5. TEMPERATURAS DE SELECCIÓN ( $T_{sel}$ )

*M. tigris* selecciona bajo condiciones de laboratorio temperaturas corporales similares a las expuestas en la parte baja como alta (Prueba T,  $T_{(40)}=-1.53$ ,  $P=0.1340$ ).

**Tabla 24.** Prueba T para muestras independientes de las  $T_{sel}$  entre las dos localidades evaluadas. Se indica el valor no significativo (NS,  $p>0.05$ ). El valor “T” representa el estadístico empleado por la prueba, “V” es la variable  $T_{sel}$ , “G” es el grupo por localidad, “n” es el número de individuos, “M” es la media estadística, “DE” es la desviación estándar, “Med” es la mediana y “gl” los grados de libertad.

Clas.	V.	G.1	G.2	n(1)	n(2)	M(1)	M(2)	T	gl	p-valor(Bilateral)
Loc.	Tsel	A	B	21	21	32.86	33.75	-1.53	40	0.1340

**Tabla 25.** Temperatura de selección para las dos localidades evaluadas.

Localidad	$T_{sel}$ (°C)	$T_{sel}$ (mín)	$T_{sel}$ (máx)
Lomas de Mangomarca	$32.9 \pm 0.5$	$29.8 \pm 0.6$	$36.3 \pm 0.7$
San Bartolomé	$33.8 \pm 0.3$	$30.2 \pm 0.5$	$37.2 \pm 0.3$

Nota: Todos los valores son dados por Promedio  $\pm$  SE.

Los individuos de *M. tigris* en Lomas de Mangomarca tanto machos, hembras como juveniles estarían seleccionando  $T_{sel}$  similares (prueba T,  $T_{(12)}=1.33$ ,  $P=0.2097$ , hembras y machos; prueba T,  $T_{(12)}=0.54$ ,  $P=0.6023$ , machos y juveniles; Prueba T,  $T_{(12)}=1.04$ ,  $P=0.3171$ , hembras y juveniles).

**Tabla 26.** Prueba T para muestras independientes de las  $T_{sel}$  entre machos adultos, hembras adultas y juveniles en lomas de Mangomarca. Se indican los valores no significativos (NS,  $p>0.05$ ). El valor “T” representa el estadístico empleado por la prueba, “V” es la variable  $T_{sel}$ , “G” es el grupo por localidad, “n” es el número de individuos, “M” es la media estadística, “DE” es la desviación estándar, “Med” es la mediana y “gl” los grados de libertad.

**Variable:  $T_{sel}$  - Clasific: Estadio - prueba: Bilateral**

	Grupo 1	Grupo 2
	H	J
n	7	7
Media	33.77	32.74
Varianza	3.65	3.15
Media (1) -Media (2)	1.03	
T	1.04	
gl	12	
p-valor	0.3171	

	Grupo 1	Grupo 2
	H	M
n	7	7
Media	33.77	32.07
Varianza	3.65	7.87
Media (1) -Media (2)	1.70	
T	1.33	
gl	12	
p-valor	0.2097	

	Grupo 1	Grupo 2
	J	M
n	7	7
Media	32.74	32.07
Varianza	3.15	7.87
Media (1) -Media (2)	0.67	
T	0.54	
gl	12	
p-valor	0.6023	

A diferencia, en San Bartolomé las hembras y machos estarían seleccionando diferentes  $T_{sel}$ , en contraste los juveniles estarían seleccionando temperaturas corporales similares a los machos como a las hembras (Prueba T,  $T_{(12)}=-2.90$ ,



P=0.0134, hembras y machos; Prueba T,  $T_{(12)}=-1.83$ , P=0.0915, machos y juveniles; Prueba T,  $T_{(12)}=-0.27$ , P=0.7949, hembras y juveniles).

**Tabla 27.** Prueba T para muestras independientes de las  $T_{sel}$  entre machos adultos, hembras adultos y juveniles en San Bartolomé. Se indican los valores no significativos (NS,  $p>0.05$ ) y significativos (S,  $p<0.05$ ). El valor “T” representa el estadístico empleado por la prueba, “V” es la variable  $T_{sel}$ , “G” es el grupo por localidad, “n” es el número de individuos, “M” es la media estadística, “DE” es la desviación estándar, “Med” es la mediana y “gl” los grados de libertad.

**Variable:  $T_{sel}$  - Clasific: Estadio - prueba: Bilateral**

	Grupo 1	Grupo 2
	H	J
n	7	7
Media	33.14	33.36
Varianza	1.34	3.21
Media (1) -Media (2)	-0.21	
T	-0.27	
gl	12	
p-valor	0.7949	

	Grupo 1	Grupo 2
	H	M
n	7	7
Media	33.14	34.74
Varianza	1.34	0.79
Media (1) -Media (2)	-1.60	
T	-2.90	
gl	12	
p-valor	0.0134	

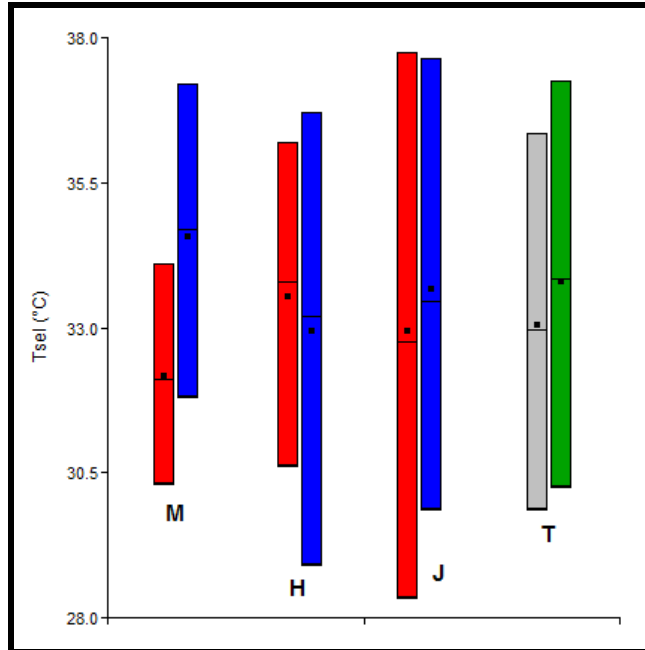
	Grupo 1	Grupo 2
	J	M
n	7	7
Media	33.36	34.74
Varianza	3.21	0.79
Media (1) -Media (2)	-1.39	
T	-1.83	
gl	12	
p-valor	0.0915	

En contraste es posible apreciar en la Fig. 16 la mayor amplitud en rango de temperaturas de selección por parte de los juveniles en comparación con los machos y las hembras en ambas localidades.

**Tabla 28.** Temperatura de selección para las dos localidades evaluadas diferenciadas por estadio (macho adulto, hembra adulta y juvenil).

Localidad	Estadio	T <sub>sel</sub> (°C)	T <sub>sel</sub> (mín)	T <sub>sel</sub> (máx)
Lomas de Mangomarca	Machos	32.1 ± 1.2	30.3 ± 1.1	34.1 ± 1.6
	Hembras	33.8 ± 0.8	30.6 ± 0.9	36.2 ± 1.1
	Juveniles	32.8 ± 0.7	28.4 ± 0.8	37.8 ± 0.9
Localidad	Estadio	T <sub>sel</sub> (°C)	T <sub>sel</sub> (mín)	T <sub>sel</sub> (máx)
San Bartolomé	Machos	34.7 ± 0.4	31.8 ± 0.6	37.2 ± 0.3
	Hembras	33.2 ± 0.7	28.9 ± 0.9	36.7 ± 0.3
	Juveniles	33.5 ± 0.7	29.9 ± 0.8	37.7 ± 0.7

Nota: Todos los valores son dados por Promedio ± SE



**Fig. 16.** Diagrama de máximos y mínimos de las  $T_{sel}$  de la especie *Microlophus tigris*. Machos (M), hembras (H), juveniles (J) y total (T). El color rojo representa a la población de Lomas de Mangamarca, mientras que el color azul al distrito de San Bartolomé con excepción del total donde el color plomo representa a la población de Lomas de Mangamarca y el verde al distrito de San Bartolomé.

## 5.6. CONSTANTES DE TIEMPO TÉRMICO ( $\tau_h$ y $\tau_c$ ) Y TEMPERATURAS CRÍTICAS (CT<sub>máx</sub> y CT<sub>mín</sub>)

A partir de los datos obtenidos en condiciones de laboratorio para *M. tigris* se puede inferir diferencias en las constantes de tiempo térmico entre las dos localidades, mostrando que los individuos de la población de lomas estarían calentándose más rápido y perdiendo calor con mayor lentitud (ANCOVA,  $F_{(1,39)}=22.39$ ,  $P<0.0001$ ,  $\tau_h$ ; ANCOVA,  $F_{(1,39)}=36.31$ ,  $P<0.0001$ ,  $\tau_c$ ). La masa mostró relación lineal significativa ( $p=0.0001$ ) con  $\tau_h$  con pendiente positiva (0.13).

**Tabla 29.** Análisis de la varianza de las constantes de tiempo térmico (Tau) entre las dos localidades de Lomas de Mangamarca y San Bartolomé, donde la masa es tomada como co-variables. Se indica el valor significativo (S,  $p < 0.05$ ). El valor “F” representa el estadístico empleado por la prueba, “Coef” es el coeficiente de regresión y “gl” los grados de libertad.

<b>Variable</b>	<b>N</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>R<sup>2</sup> Aj</b>	<b>CV</b>
Tau(calor)	42	0.44	0.42	31.35

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	Coef
Modelo.	16.28	2	8.14	15.62	<0.0001	
Loc.	11.67	1	11.67	22.39	<0.0001	
Masa	9.52	1	9.52	18.27	0.0001	0.13
Error	20.33	39	0.52			
Total	36.61	41				

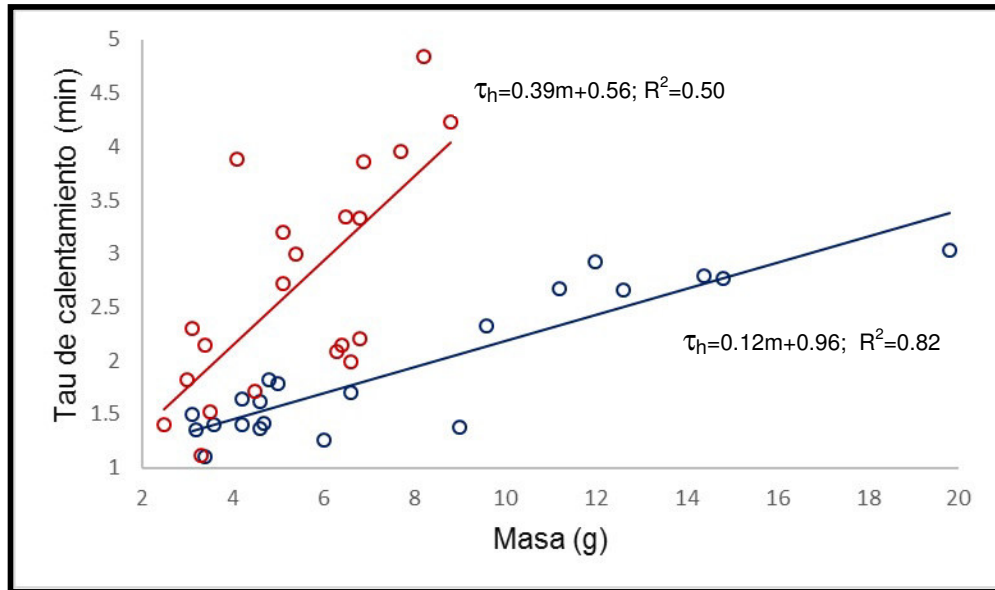
<b>Variable</b>	<b>N</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>R<sup>2</sup> Aj</b>	<b>CV</b>
Tau (frio)	42	0.85	0.84	11.14

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

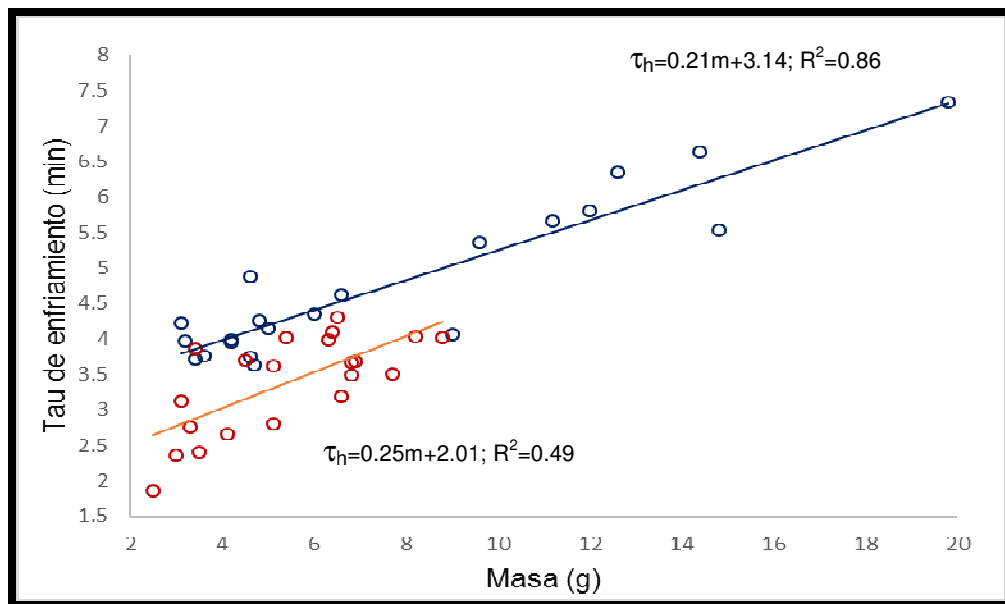
F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	Coef
Modelo.	44.37	2	22.18	107.75	<0.0001	
Loc.	7.47	1	7.47	36.31	<0.0001	
Masa	24.49	1	24.49	118.97	<0.0001	0.22
Error	8.03	39	0.21			
Total	52.40	41				

El coeficiente de determinación fue positivo entre la constante de tiempo térmico de calentamiento ( $\tau_h$ ) y la masa ( $R^2=0.82$ ,  $P<0.001$ ,  $\tau_h=0.12m+0.96$ , Lomas de Mangamarca;  $R^2=0.50$ ,  $P=0.2927$ ,  $\tau_h=0.39m+0.56$ , San Bartolomé-Fig. 15A), de la misma manera para la constante de enfriamiento ( $\tau_c$ ) ( $R^2=0.86$ ,  $P<0.0001$ ,  $\tau_h=0.21m+3.14$ , Lomas de Mangamarca;  $R^2=0.49$ ,  $P<0.0001$ ,  $\tau_h=0.25m+2.01$ , San Bartolomé- Fig. 15B). Adicionalmente, se tomó las temperaturas críticas (CT<sub>máx</sub> y CT<sub>mín</sub>) para ambas poblaciones. Los resultados se muestran en la tabla 8.

(A)



(B)



**Fig. 17.** Regresión lineal entre la constante de tiempo térmico y la masa. (A) Constante de calentamiento, (B) constante de enfriamiento. La línea azul representa a la población de Lomas de Mangamarca ( $n=21$ ) y la roja a San Bartolomé ( $n=21$ ).

**Tabla 30.** Constantes de tiempo térmico ( $\tau$ ) en minutos para calentamiento y enfriamiento, además de temperaturas críticas por localidad.

Localidad	$\tau_h$	CTmáx	$\tau_c$	CTmín	Masa (g)	n
Lomas de Mangamarca	$1.9 \pm 0.1$	$40.3 \pm 0.1$	$4.8 \pm 0.2$	$22 \pm 0.1$	$7.7 \pm 1.1$	21
San Bartolomé	$2.7 \pm 0.2$	$40.2 \pm 0.2$	$3.4 \pm 0.2$	$20.5 \pm 0.3$	$5.4 \pm 0.4$	21

Nota: Todos los valores son dados por Promedio  $\pm$  SE.

### 5.7. ÍNDICES DE TERMORREGULACIÓN

Los índices termales variaron ligeramente entre las dos poblaciones evaluadas, en el caso de  $d_c$  en ambas poblaciones tomó un valor bajo indicando la buena precisión en la termo-regulación para la especie, lo que le permite mantenerse en el rango óptimo de  $T_{sel}$ . En contraste es posible apreciar en la Tabla 31. respecto al índice  $d_{op}$  mayor amplitud en disposición de temperaturas fuera del rango de la  $T_{sel}$  en San Bartolomé en comparación con Lomas de Mangamarca. Ambos casos nos muestran la activa termo-regulación por parte de *M. tigris* durante la época seca de sus respectivas localidades, representadas por el índice E. (Tabla 33).

**Tabla 31.** Índices termales para la especie *Microlophus tigris* en dos localidades del departamento de Lima

Localidad	$d_c$	$d_{op}$	E
<b>Lomas de Mangamarca</b>	$0.8 \pm 0.2$	$4 \pm 0.1$	0.79
<b>San Bartolomé</b>	$1.0 \pm 0.2$	$7.5 \pm 0.2$	0.85

Nota: Todos los valores son dados por Promedio  $\pm$  SE.

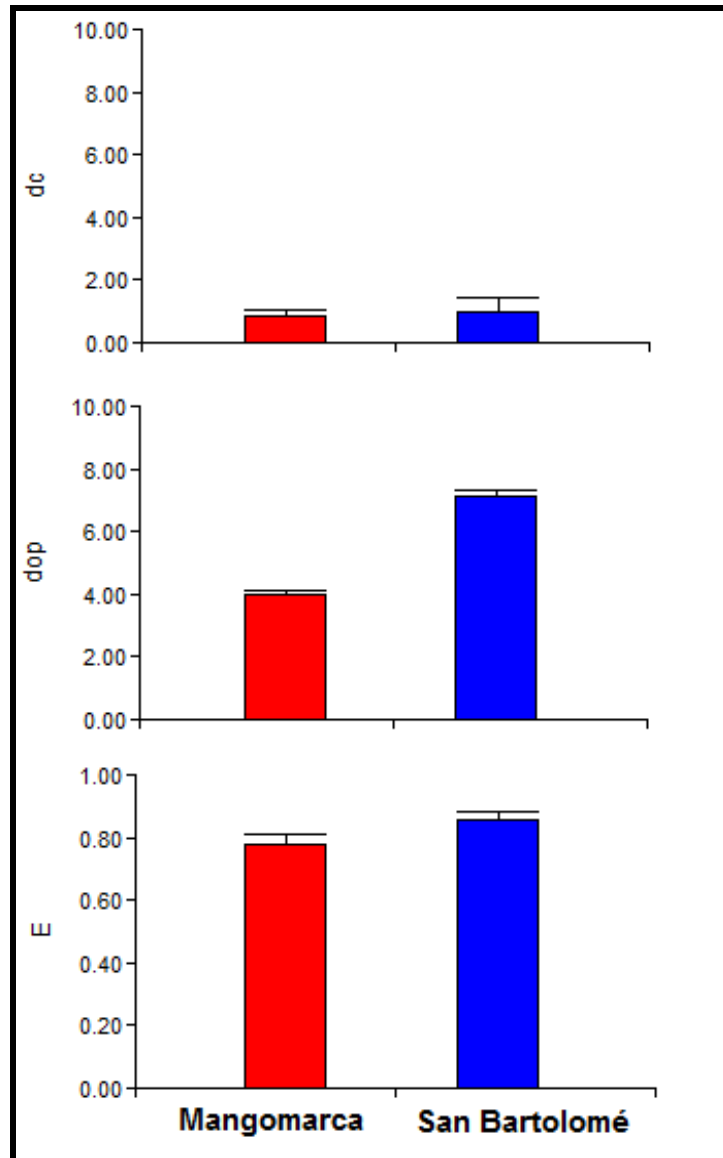
**Tabla 32.** Índice de calidad termal ( $d_{op}$ ) del hábitat por micro-hábitat.

<b><i>Localidad</i></b>	<b><i><math>d_{op}</math> (Rocas)</i></b>	<b><i><math>d_{op}</math> (Tierra)</i></b>	<b><i><math>d_{op}</math> (Arbustos)</i></b>
<i>Lomas de Mangamarca</i>	3.5 ± 0.1	3.2 ± 0.1	5.2 ± 0.2
<i>San Bartolomé</i>	5.7 ± 0.2	9.2 ± 0.3	7.5 ± 0.2

Nota: Todos los valores son dados por Promedio ± SE.

**Tabla 33.** Índice de efectividad termo-regulatoria por micro-hábitat.

<b><i>Localidad</i></b>	<b><i><math>E</math> (Rocas)</i></b>	<b><i><math>E</math> (Tierra)</i></b>	<b><i><math>E</math> (Arbustos)</i></b>
<i>Lomas de Mangamarca</i>	0.76	0.74	0.84
<i>San Bartolomé</i>	0.81	0.90	0.86



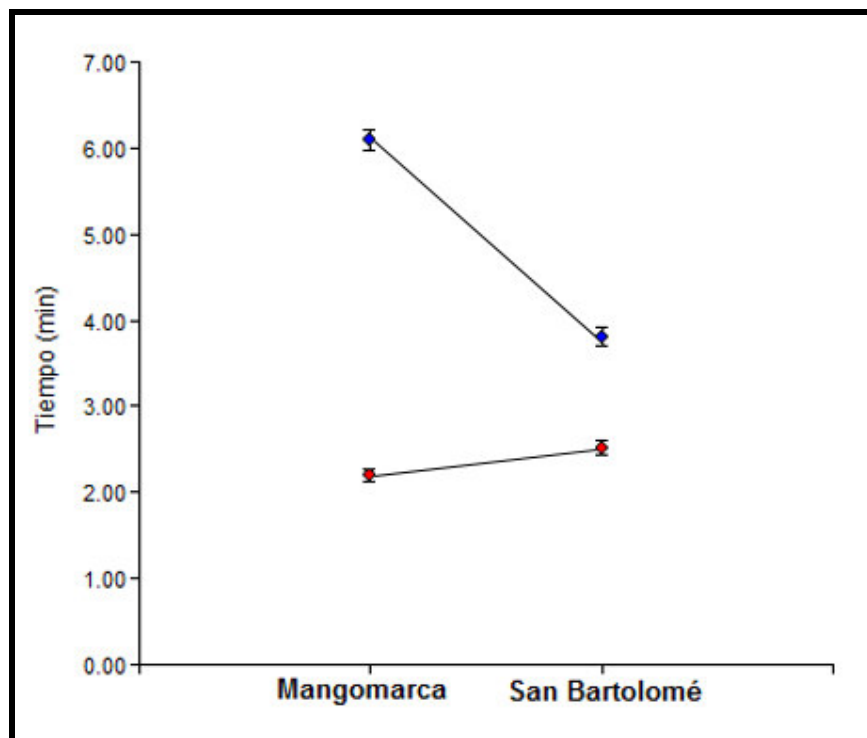
**Fig. 18.** Promedio y error estándar (SE) de los índices  $d_c$ ,  $d_{op}$  y  $E$ .

### 5.8. ESTIMACIÓN DEL TIEMPO DE TOMA DE SOL Y FORRAJEJO

Respecto al tiempo de toma de sol, *M. tigris*, emplea de 2.2 minutos en Lomas de Mangomarca a 2.5 minutos en San Bartolomé y para el tiempo de forrajeo emplea de 6.1 minutos en Lomas de Mangomarca y 3.8 minutos en San Bartolomé, a partir de ello mediante el índice  $C_t$  se puede concluir que *M. tigris* emplea del 26.5% de su



rango de actividad en termorregular en Lomas de Mangamarca a el 39.5% en San Bartolomé (Tabla 12.).



**Fig. 19.** Potenciales tiempos de toma de sol (rojo) y forrajeo (azul) para las dos localidades evaluadas.

**Tabla 34.** Tiempo de costo de termorregulación (Ct) por micro-hábitat.

<b>Localidad</b>	<b>Ct (Rocas)</b>	<b>Ct (Tierra)</b>	<b>Ct (Arbustos)</b>
<i>Lomas de Mangamarca</i>	28.4	23.0	44.8
<i>San Bartolomé</i>	51.0	24.7	42.6

Nota: Todos los valores son dados en %.

## 6. DISCUSIÓN

Por su distribución latitudinal y altitudinal dentro del territorio peruano, *Microlophus tigris* es un buen modelo para evaluar respuestas tanto conductuales como fisiológicas frente a hábitats con características ambientales distintas, principalmente a las de tipo termal. En el presente trabajo *M. tigris* presentó respuestas de ambos tipos, con el fin de poder subsistir en dos tipos de hábitats, como lo son el de lomas en el desierto costero del pacífico y el de serranía esteparia (Carrillo e Icochea 1995), las cuales discutiremos a continuación.

Comenzando por la  $T_c$  media de campo, esta fue ligeramente más elevada en Lomas de Mangamarca ( $34.2 \pm 0.2$ ) que en San Bartolomé ( $33.3 \pm 0.4$ ), a su vez, ambas temperaturas fueron ligeramente más elevadas a las obtenidas por Pérez (2005) ( $32.2^\circ\text{C}$ ) y por Jordán (2011) ( $29.4^\circ\text{C}$ ). A pesar de ello, los valores medios no son tan distanciados unos de otros, siendo el caso de la publicación de Jordán (2011) la que más dista de los resultados presentados. Posiblemente, la menor  $T_c$  media reportada por Jordán (2011) se deba a la inclusión de datos tanto de época seca como húmeda, a diferencia del trabajo de Pérez (2005) y el presente, en los cuales solo se tuvo en cuenta los datos obtenidos durante la época seca. Debemos tener presente, en este punto, que ya anteriormente se ha reportado diferencias estacionales en la toma de  $T_c$  dentro del género *Microlophus* (Baéz y Cortes 1990; Catenazzi *et al.* 2005) tomando menores valores durante la época húmeda. De otro lado, cabe rescatar que la  $T_c$  media tomada en San Bartolomé es la primera registrada para la especie en un hábitat de serranía esteparia.

Las diferencias entre las  $T_c$  dentro del género *Microlophus* han sido reportadas en especies distribuidas a distintas latitudes y se puede apreciar en los trabajos realizados por Catenazzi *et al.* (2005) en *M. peruvianus*, Sepúlveda *et al.* (2008) en *M.*

*atacamensis* y Jordán y Pérez (2012) en *M. occipitalis*. Adicionalmente, los datos obtenidos en este trabajo permiten afirmar la existencia de diferencias en la selección de temperaturas corporales por efecto de la altitud. Dichas diferencias han sido observadas en otros géneros como *Sceloporus* (entre los 1200 y los 2300msnm en california; Adolph 1990) y *Liolaemus* (entre los 1500 a los 3000msnm de los andes centro chilenos; Carothers *et al.* 1998) y probablemente estén ocurriendo dentro de todo el género *Microlophus*. Similar a los estudios de *M. peruvianus* (Catenazzi *et al.* 2005) y en *M. occipitalis* (Jordán y Pérez 2012) nuestro trabajo no reportó diferencias intra-poblacionales en la selección de temperaturas corporales en campo, tanto en Mangamarca como en San Bartolomé, por lo que podría afirmarse que tanto machos, hembras y juveniles estarían seleccionando  $T_c$  similares en sus respectivos hábitats.

A pesar de las diferencias encontradas en la selección de  $T_c$  en campo entre las dos localidades evaluadas, no se evidencio diferencias respecto a las  $T_{sel}$ , es decir, bajo condiciones de laboratorio, libre de restricciones ambientales, ambas poblaciones seleccionaron temperaturas corporales similares, siguiendo de esta manera el principio de inercia termal de Bogert (1949). Catenazzi *et al.* (2005) por su lado llegó a un resultado similar, encontrando para *M. peruvianus* diferencias respecto a su selección de temperaturas corporales de campo, al comparar sus datos obtenidos en Paracas con los obtenidos por Huey (1974) en Illescas, mas no reportó diferencias para las  $T_{sel}$ . De la misma manera Sepúlveda *et al.* (2008) observo este mismo fenómeno para *M. atacamensis* en tres localidades al norte de Chile, tanto para sus datos de campo como para los de laboratorio. Sin embargo, hasta ahora no se había reportado para el género diferencias respecto a la  $T_c$  en poblaciones ubicadas a diferente altitud, siendo estos datos los primeros aportes.

Contrastando los datos de este estudio ( $T_{sel}=32.9^{\circ}\text{C}$ , Lomas de Mangamarca;  $T_{sel}=33.8^{\circ}\text{C}$ , San Bartolomé), respecto a las  $T_{sel}$ , con los obtenidos para el mismo

género por otros investigadores, hasta el día de hoy, se puede observar que *M. tigris* selecciona temperaturas corporales relativamente más bajas en comparación a sus congéneres como *M. quadrivittatus* (Baés y Cortés 1990) ( $T_{sel}=36^{\circ}\text{C}$ ) y *M. peruvianus* (Catenazzi 2005) ( $T_{sel}=35.6$ ) (mismo efecto sucede con la  $T_c$  de campo) solo seleccionando temperaturas comparables a *M. atacamensis* (Sepúlveda *et al.* 2008) ( $T_{sel}=33.6^{\circ}\text{C}$ ). La razón por la cual *M. peruvianus* ( $\text{SVL}_{\text{♂}}=98.3\text{mm}$ ;  $\text{SVL}_{\text{♀}}=84.6\text{mm}$ ; Dixon y Wright 1975) y *M. quadrivittatus* ( $\text{SVL}=78.2\text{-}110.8\text{mm}$ ; Vidal y Ortiz 2004) estarían seleccionando temperaturas corporales más elevadas, podría deberse al mayor tamaño que presentan en comparación con *M. tigris* ( $\text{SVL}_{\text{♂}}=70.6\text{mm}$ ;  $\text{SVL}_{\text{♀}}=61.5\text{mm}$ ; Dixon y Wright 1975), y al ser tanto *M. peruvianus* como *M. quadrivittatus* de hábitats asociados al mar, donde la pérdida de calor por evaporación es reducida, lo que les permite mantenerse en  $T_c$  un poco más elevadas. *Microlophus atacamensis* ( $\text{SVL}=70.2\text{-}113.3\text{mm}$ ) por su lado se distribuye en latitudes más altas (Vidal *et al.* 2002; Sepúlveda *et al.* 2008), lo que tiene un efecto sobre su  $T_{sel}$ , siendo menos elevada, a pesar de presentar tallas similares a *M. quadrivittatus* y *M. peruvianus*.

Si bien se reportó diferencias intra-poblacionales respecto a las  $T_{sel}$  entre los individuos de la localidad de San Bartolomé, posiblemente este efecto se deba a la condición reproductiva (Carothers *et al.* 2001c; Carretero *et al.* 2005), la cual no fue considerada en el estudio. Adicionalmente, los juveniles reportaron rangos de  $T_{sel}$  más amplios, mostrando más labilidad en sus temperaturas corporales y de ello la explicación del por qué los primeros individuos en observarse durante el día son justamente los juveniles (Catenazzi *et al.* 2005).

Debemos tener en cuenta, que si bien, diferencias intra-poblaciones han sido reportadas tanto para las  $T_c$  de campo como para las  $T_{sel}$  (Lailvaux *et al.* 2003, Lailvaux 2007), estos casos son raros, sobre todo en lagartijas de hábitats desérticos

(Huey y Pianka 2007) y en muchas ocasiones están ligados al poco número de individuos empleados, sobre todo en la toma de  $T_{sel}$ . Esto fue evaluado por Huey y Pianka (2007), quienes recopilaron las bases de datos de años de trabajo en lagartijas de ambientes séricos de Norte-América, Australia y África, encontrando pocos casos en los cuales existió diferencias en la selección de temperaturas corporales entre sexos y/o estadios. Sin embargo, Huey y Pianka (2007) recomiendan seguir con esta práctica, puesto que aún no se conoce si existe o no diferencias intra-poblaciones en lagartijas de otros tipos de ambientes.

Pasando a las características termales de los micro-hábitats ( $T_a$  y  $T_s$ ), se evidencio semejanzas entre las localidades evaluadas, dándonos a entender que la especie estaría seleccionando micro-hábitats con condiciones termales similares. En contraste, las  $T_{op}$  obtenidas difirieron, registrando rangos más amplios de temperaturas en la localidad de San Bartolomé (15.1-59.7°C) comparada a Mangamarca (21.5-53.3), debido en parte al aumento de la radiación, la disminución de gases invernaderos y la menor HR por efecto de la altura (Carothers *et al.* 1997; Noris y Knuz 2012), además de ser el hábitat más abierto en comparación a una loma costera, permitiendo al modelo nulo (data-logger) aumentar su temperatura con mayor facilidad.

Comparando los datos obtenidos durante la época seca con otras especies del mismo género como *M. peruvianus* (Catenazzi *et al.* 2005) (arena), *M. atacamensis* (Sepúlveda *et al.* 2008) (arena) y *M. occipitalis* (Jordán y Pérez 2012) (troncos), las temperaturas ambientales para los micro-hábitats seleccionados por *M. tigris* presentaron rangos más elevados de temperatura siendo solo comparables con las temperaturas ambientales tomadas para *M. peruvianus* en sustratos arenosos (Catenazzi *et al.* 2005), esto a causa de las propiedades de reflectancia que ofrece las rocas, los cuales son los favoritos de la lagartija motivo de estudio.

*Microlophus tigris* prefiere hábitats del tipo rocoso no solo por las características termales de que le brinda sino también por ser un lugar de refugio (Pérez 2005), a diferencia del micro-hábitat tierra donde es amenazado de ser víctima de algún predador (Huey y Slatkin 1976; Castilla *et al.* 1999), además por ser un lugar abierto donde las temperaturas son mayores, por ello en su mayoría, son empleados para trasladarse de un roquedal a otro. Por otro lado, el micro-hábitat arbusto no mostró mayor relevancia, principalmente porque los individuos avistados los empleaban siempre y cuando estos se encuentren asociados a roquedales. Se observó este suceso en ambas localidades, a pesar de presentar San Bartolomé roquedales menos extensos y más dispersos en comparación a los roquedales de Lomas de Mangamarca (ver Anexo 2).

Por otro lado, la sensación térmica en Lomas de Mangamarca fue mayor a la de San Bartolomé, debido al efecto de la humedad sobre la temperatura del aire del hábitat ( $T_h$ ), motivo de ello la pérdida de calor por evaporación es baja (Speakman 2004; Norris y Kunz 2012) en Lomas de Mangamarca. Probablemente, una de las causas de la ligera variación en la temperatura corporal entre las dos poblaciones se deba a la menor pérdida de calor por evaporación en el hábitat de Lomas.

Respecto a los rangos de actividad estos fueron en ambos casos uni-modales, similares a otros resultados encontrados en *M. peruvianus* (Huey 1974; Catenazzi *et al.* 2005), *M. tigris* (Jordán 2011) y *M. occipitalis* (Jordán y Pérez 2012), sin embargo el pico de actividad en ambos casos fue a distinto horario. Enfocándonos en la predisposición de *M. tigris* por seleccionar micro-hábitats rocosos es posible notar en las gráficas de rango de actividad (Fig. 14) y de temperatura operacional en rocas (Fig. 10) similitud, es decir que la actividad de *M. tigris* posiblemente se esté modificando de igual forma como varía las temperaturas operacionales ofrecidas por el micro-hábitat rocoso, sucediendo este efecto en ambas localidades y siendo la posible

causa de la mayor actividad en la primera localidad por la tarde y en la segunda localidad por la mañana.

Por los trabajos en cuales se cuenta información relacionada a los rangos de actividad para el género *Microlophus* se puede apreciar cierta uniformidad en el horario de inicio de actividad entre las 07:30 a 08:00 horas y término de mismo entre las 17:00 a 17:30 horas (Carpenter 1970; Huey 1974; Jordán y Pérez 2012), siendo la excepción *M. atacamensis*, el cual empieza su horario de actividad empieza a las 09:45 horas finalizando alrededor de las 18:30 horas (Vidal *et al.* 2002), posiblemente por encontrarse a mayores latitudes donde el ambiente se calienta más lentamente. Si bien los primeros datos concuerdan con la población de Lomas de Mangamarca, no lo hacen con la población de San Bartolomé donde el horario de actividad no se prolonga pasada las 17:00 horas, y son justamente horarios durante los cuales los modelos data-loggers expuestos bajan su temperatura por debajo de la de los modelos filtrados, causando gradientes de temperatura que favorecen la pérdida de calor desde la lagartija al ambiente y por lo tanto indican a la especie la hora de refugiarse. Este suceso ocurrió para los micro-hábitats rocas y tierra, en ambas localidades, por el contrario en el micro-hábitat arbusto sucedió lo contrario, durante el día el modelo expuesto registro temperaturas menores a la de los modelos filtrados. La razón puede deberse al menor efecto del aire sobre la temperatura ambiental bajo de los arbustos, permitiendo mantenerse unos grados centígrados más alto que el de su alrededor (Marquet *et al.* 1989), además de ser los arbustos menos frondosos durante la época seca, permitiendo el mayor ingreso de los rayos solares en el micro-hábitat.

Dentro de los mecanismos fisiológicos empleados por *M. tigris* para controlar su  $T_c$  se encuentran las constantes de tiempo térmico, las cuales en este trabajo variaron con la altura. Por un lado, la constante de tiempo térmico de calentamiento ( $\tau_h$ ) aumento y la

de enfriamiento ( $T_c$ ) disminuyó, indicándonos que en San Bartolomé *M. tigris* está incrementando su temperatura corporal más lentamente y perdiendo calor más rápido en comparación con los individuos de Lomas de Mangamarca. Probablemente, *M. tigris* haya modificado su  $T_h$  por el aumento de la radiación solar con la altura y por las menores masas corporales que presenta en San Bartolomé, de este modo tendría un mejor control al calentarse evitando sobrepasar su temperatura máxima crítica (Carothers *et al.* 1997), a su vez Carothers *et al.* (1997) atribuyó la disminución en  $T_c$  a las menores temperaturas del aire circundante en hábitats de altura, adicionalmente, la humedad relativa puede estar jugando un rol importante en la variación de las constantes de tiempo térmico, al ser menor en San Bartolomé permite la pérdida más fácil de calor por evaporación facilitando el enfriamiento corporal (Speakman 2004; Norris y Kunz 2012) en esta localidad. La reducción del tamaño y masa corporal en una gradiente altitudinal, ya había sido observada anteriormente por Bogert (1949), siendo relacionada por él, a la menor retención de calor por los individuos de hábitats de localidades a mayor altura, motivo de ello es la reducción del rango de actividad de las lagartijas en estos lugares. Gvoždik (2002) llegó a la misma conclusión en *Zootaca vivipara* reportando reducción de las  $T_h$  con la altura, atribuyéndolo a la variación en masa corporal entre las poblaciones estudiadas.

Dentro de ambos hábitats, tanto de lomas como de serranía esteparia *M. tigris* mostró ser un buen termorregulador al igual que sus congéneres *M. peruvianus* (Huey 1974; Catenazzi *et al.* 2005) y *M. atacamensis* en Arrayan-Chile (Sepúlveda *et al.* 2008), mas este último mostro variación geográfica latitudinal en el modo de termo-regulación. El valor del índice de efectividad termo-regulatoria (E) más alto fue para localidad de San Bartolomé, debido a la mayor amplitud de temperaturas fuera del rango de  $T_{sel}$  y que a



pesar de ello las  $T_c$  de *M. tigris* se mantuvieron dentro del rango adecuado de temperaturas. El bajo valor de  $d_{op}$  para rocas en ambas localidades, reafirma el porqué de la preferencia de *M. tigris* por estos hábitats.

Finalmente, los valores bajos de  $d_c$  nos muestran una alta precisión de la termo-regulación (Hertz *et al.* 1993) en ambas poblaciones, debido a ello *M. tigris* debe dedicar parte de su rango de actividad a termo-regular, empleando un 26.5% de su tiempo en Lomas de Mangamarca a 39.5% en San Bartolomé. Esto se relaciona con lo mencionado en párrafos atrás sobre el aumento de  $T_h$  y la reducción de  $T_c$ .

## 7. CONCLUSIONES

1.- *Microlophus tigris* no varía su selección de micro-hábitats con la altura, así mismo el efecto de altura sobre la temperatura corporal de la especie no es muy fuerte, cumpliendo de esta manera con la teoría de inercia termal o efecto bogert.

2.- La temperatura del aire del aire ( $T_a$ ), del sustrato ( $T_s$ ) del micro-habitat, así como la temperatura operacional ( $T_{op}$ ) varían con la altura, no así la temperatura de preferencia o selección ( $T_{sel}$ ) de la especie, a su vez la temperatura corporal ( $T_c$ ) si bien varía con la altura no es muy amplia la variación.

3.- *Microlophus tigris* varia sus patrones conductuales con la altura, reduciendo su rango de actividad durante el día y variando su pico de actividad.

4.- *Microlophus tigris* varía su patrón fisiológico con la altura, variando sus constantes de tiempo térmico con la altura.

## 8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADOLPH, S.C. Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology*. 1990, vol. 71, p. 315-327.

ADOLPH, S. C. and PORTER, W. P. Temperature, activity and lizard life-history. *American Naturalist*. 1993, vol.142, n° 2, p. 273-295.

ANGERT, A. M.; HUTCHISON, D.; GLOSSIP, D. *et al.* Microhabitat Use and Thermal Biology of the Collared Lizard (*Crotaphytus collaris collaris*) and the Fence Lizard (*Sceloporus undulates hyacinthinus*) in Missouri Glades. *Journal of Herpetology*. 2002, vol. 36, n° 1, p. 23–29.

BAEZ, C. and CORTES, A. Precision of behavioral thermoregulation in the neotropical lizard *Tropidurus quadrivittatus* (Lacertilia: Iguanidae). *Revista Chilena de Historia Natural*. 1990, vol. 63, p. 203-209.

BAKKEN, G. S. Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology. *American Zoologist*. 1992, vol. 32, p. 194-216.

BAKKEN, G. S. and GATES, D. M. Heat transfer analysis of animals: some implications for field ecology, physiology, and evolution. In: Gates, D. M. and Schmerl, R. B. (Eds.). *Perspectives of Biophysical Ecology*. Ecological Studies, Analysis and Synthesis. Springer-Verlag, NY, 1975, p. 255-290.

BELASEN, A. "Thermal Ecology in Island Populations of Erhard Wall Lizard, *Podarcis erhardi*". Asesor: Barry Sinervo. Título Master of Science, University of Michigan, California, 2013.

BENAVIDES, E.; BAUM, R.; SNELL, H. M. *et al.* Island biogeography of Galapagos lava lizards (Tropiduridae: Microlophus): Species diversity and colonization of the archipelago. *Evolution*. 2009, vol. 63, p. 1606-1626.

BERGMANN, C. Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Gottinger Studien*. 1847, vol. 3, p. 595-708.

BLOUIN, G. and WEATHERHEAD, P. J. Thermal Ecology of Black Rat Snakes (*Elaphe Obsoleta*) In: A Thermally Challenging Environment. *Ecology*, 2001, vol. 82, n° 11, p. 3025-3043

BLOUIN, G. and WEATHERHEAD, P. J. Habitat-specific behavioural thermoregulation by black rat snakes (*Elaphe obsoleta obsoleta*). *OIKOS*. 2002b, vol. 97, p. 59-68.

BOGERT, C. Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution*. 1949, vol. 3, p. 195-211.

BRANDT, R. and NAVAS, C. A. Life-History Evolution on Tropidurinae Lizards: Influence of Lineage, Body Size and Climate. *PLoS ONE*. 2011, vol. 6, p. 1-7.

CATENAZZI, A; CARRILLO, J and DONNELLY, M. Seasonal and Geographic Eurythermy in a Coastal Peruvian Lizard. *Copeia*. 2005, vol. 2005, n° 4 p. 713-723.

CATENAZZI, A. y DONNELLY, M. Distribution of geckos in northern Peru: Long-term effect of strong ENSO events?. *Journal of Arid Environments*. 2007, vol. 71, p. 327-332.

CARRASCAL, M.; LOPEZ, P.; MARTIN, J. *et al.* Basking and antipredator behaviour in a high altitude lizard: implications of heat-exchange rate. *Ethology*. 1992, vol. 92, p. 143-154.

CARRETERO, M. A., ROIG J. M. and LLORENTEG. A. Variation in preferred body temperature in an oviparous population of *Lacerta (Zootoca) vivipara*. *Herpetological Journal*. 2005, vol. 15, p. 51-55.

CARRILLO, N. e ICOCHEA, J. Lista taxonómica preliminar de los reptiles vivientes del Perú. *Publicaciones del Museo de Historia Natural, UNMSM (A)*. 1995, n°49, p. 1-27.

CAROTHERS, J. H.; JAKSIC, F. M. and MARQUET, P. A. A model for species distributions along a gradient: lizards as study systems. *Revista Chilena de Historia Natural*. 1997a, vol. 69, p. 301-307.

CAROTHERS, J. H.; MARQUET, P. A. and JAKSIC, F. M. Thermal ecology of a *Liolaemus* lizard assemblage along an Andes altitudinal gradient in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*. 1998b, vol. 71, p. 31-50.

CAROTHERS, J. H.; JAKSIC, F. M. and MARQUET, P. A. Altitudinal zonation among lizards of the genus *Liolaemus*: questions answered and an answered questions. *Revista Chilena de Historia Natural*. 2001c, vol. 74, n°2, p. 313-316.

CAROTHERS, J. H. and JAKSIC, F. M. Parasite loads and altitudinal distribution of *Liolaemus* lizards in the central Chilean Andes Cargas parasitarias y distribución de lagartijas *Liolaemus* en los Andes de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural*. 2001, vol. 74, n° 3, p. 681-686.

CARPENTER, C. Miscellaneous notes on the Galapagos lava lizards (*Tropidurus*–*Iguanidae*). *Herpetologica*. 1970, vol. 26, p. 377-386.

CASTILLA, A. M.; VAN DAMME, R. and BAUWENS, D. Field Body Temperatures, Mechanisms of Thermoregulation and Evolution of Thermal Characteristics in Lacertid Lizards. *Nat. Croat*. 1999, vol. 8, n° 3, p. 253-274.

COWLES, R. and BOGERT, C. Preliminary Study of the Thermal Requirements of Desert Reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 1944, n° 83, p. 261-296.

CORTÉS A.; BÁEZ, C.; ROSENMAN, M. *et al.* Dependencia térmica del teiido *Callisotoma palluma*: una comparación con los iguanidos *Liolaemus nigromaculatus* y *L. nitidus*. *Revista Chilena de Historia Natural*. 1992. vol. 65, p. 443-451.

CHRISTOFF TRUTER, J. "Aspects of the thermal ecology of the group-living lizard, *Cordylus cataphractus*: A spatial and temporal analysis". Asesores: VAN WYK. J. H. and MOUTON, P. Tesis Master of Science. *University of Stellenbosch*, Faculty of Natural Sciences, Sudáfrica, 2011.

Di RIENZO J.A.; CASANOVES F.; BALZARINI M.G.; *et al.* (2008). *InfoStat, versión*, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Argentina. 2008.

DIXON, J. R. and WRIGHT J. W. 1975. A review of the lizards of the iguanid genus *Tropidurus* in Peru. *Contribution in Science, The Natural History Museum of Los Angeles County*. 1975, n° 271, p. 1-40.

DUELLMAN, W. E. Cusco Amazónico: The lives of Amphibians and Reptiles in an Amazonian rainforest. New York: Cornell University. 2005.

DREISIG, H. A time budget model of thermoregulation in shuttling ectotherms. *J. Arid Environment*. 1985, vol. 8, p. 191-205.

GRANT, B. W., and DUNHAM, A. E. Thermally imposed time constraints on the activity of the desert lizards *Sceloporus merriami*. *Ecology*. 1988, vol. 69, p 167-176.

ERWARD, A. L. and BLOIN, G. Termorregulation as a function of termal quality in a northern population of painted turtles, *Chrysemis picta*. *Can. J. Zool.* 2007, vol. 85, p. 526-535.

GRIZANTE, M. B.; NAVAS, C. A.; GARLAND, T. *et al.* Morphological evolution in Tropidurinae squamates: an integrated view along a continuum of ecological settings. *J. Evol. Biol.* 2010, vol. 23, p. 98-111.

GUTIÉRREZ, J.; KRENZ, J. D. and IBARGÜENGOYTÍA, N. R. Effect of altitude on termal responses of *Liolaemus pictus argentinus* in Argentina. *Journal of Thermal Biology.* 2010, vol. 35, p. 332-337.

GVOŽDIK, L. To heat or to save time? Thermoregulation in the lizard *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) in different thermal environments along an altitudinal gradient. *Can J Zool.* 2002, vol. 80, p. 479-492.

GVOŽDIK, L. and CASTILLA A. M. A comparative study of preferred body temperatures and critical thermal tolerance limits among populations of *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) along an altitudinal gradient. *J. Herpetol.* 2001, vol. 35, p. 486-492.

HERCZEG, G.; KOVÁCS, T.; HETTYEY, A. *et al.* To thermoconformor thermoregulate? An assessment of thermoregulation opportunities for the lizard *Zootoca vivipara* in the subarctic. *Polar Biol.* 2003, vol. 26, p. 486-490.

HERTZ, P. E.; HUEY, R. B. and STEVENSON, R. D. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms - the fallacy of the inappropriate question. *American Naturalist.* 1993, vol. 142, n° 5, p. 796-818.

HUEY, R. B. Winter Thermal Ecology of the Iguanid Lizard *Tropidurus peruvianus*. *COPEIA*. 1974, n°1, 149-155.

HUEY, R. B., and WEBSTER, T. P. Thermal biology of *Anolis* lizards in a complex fauna - *Cristatellus* group. on Puerto-Rico. *Ecology*. 1976, n° 57, p. 985-994.

HUEY, R. B. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In: GANS, C. and POUGH, F. H. (Eds). *Biology of the Reptilia*. Physiology (C). Academic Press, London, 1982, vol. 12, p. 25-91.

HUEY, R. B. and PIANKA, E. R. Temporal separation activity and interspecific dietary overlap. In: HUEY, R. B.; PIANKA, E. R. and SCHOENER, T. W. (Eds). *Lizard Ecology, Studies of a model organism*. Harvard University Press, USA. 1983a, p. 281-296.

HUEY, R. B.; HERTZ, P. E. and SINERVO, B. Behavioral Drive versus Behavioral Inertia in Evolution: A Null Model Approach. *The american naturalist*. 2003, vol. 161, n° 3, p. 357-366.

HUEY, R. B. and PIANKA, E. R. Natural History Miscellany Lizard Thermal Biology: Do Genders Differ?. *The American Naturalist*. 2007b, vol. 170, n° 3, p. 473-478.

HOWLAND, J. M.; VITT, L. J. and LOPEZ, P. T. Life on the edge: the ecology and life history of the tropidurine iguanid lizard *Uranoscodon superciliosum*. *Can J Zool*. 1990, vol. 68, p. 1366-1373.

JORDÁN, J. C. Notes on the ecology of a relict population of the Lomas' Lizard *Microlophus tigris* (Tropiduridae: Saurida) in Las Leyendas Zoological Park, (Lima: Peru). *Revista Peruana de Biología*. 2011, vol. 18, p. 373-376.

JORDÁN, J. C. and AMAYA, D. Note on the diet of *Ameiva edracantha* (Squamata, Teiidae) in Cerros de Amotape National Park, Tumbes, Peru. *Revista Peruana de Biología*. 2011, vol. 18, p. 253-255.

JORDÁN, J. C. and PÉREZ, J. Thermal ecology of *Microlophus occipitalis* (Sauria: Tropiduridae) in the Plain Dry Forest of Tumbes, Peru. *Rev. peru. biol.* 2012, vol. 19, p. 97-99.

KUPREN, K.; MAMCARZ, A. and KUCHARCZYK, D. Effect of variable and constant thermal conditions on embryonic and early larval development of fish from the genus *Leuciscus* (Cyprinidae, Teleostei). *Czech J. Anim. Sci.* 2011, vol. 56, n° 2, p. 70-80.

KOHLSDORF, T and NAVAS, C. A. Ecological constraints on the evolutionary association between field and preferred temperatures in Tropidurinae lizards. *Evol Ecol.* 2006, vol. 20, p. 549-564.

LABRA, A. Selected body temperatures of seven species of Chilean *Liolaemus* lizards. *Revista Chilena de Historia Natural*. 1998, vol.71, p. 349-358.

LABRA, A.; SOTO GAMBOA, M. and BOZINOVIC, F. Behavioral and physiological thermoregulation of Atacama desert-dwelling *Liolaemus* lizards. *Ecoscience*. 2001, vol. 8, p. 413-420.

LAILVAUX, S. P.; ALEXANDER, G. J. and WHITING, M. J. Sex-based differences and similarities in locomotor performance, thermal preferences, and escape behaviour in the lizard *Platysaurus intermedius wilhelmi*. *Physiological and Biochemical Zoology*. 2003, vol. 76, p. 511-521.

LAILVAUX, S. P. Interactive effects of sex and temperature on locomotion in reptiles. *Integrative and Comparative Biology*. 2007, vol. 47, n° 2, p. 189-199.



LÓPEZ ALCAIDE, S. and MACIP RÍOS, R. Effects of Climate Change in Amphibians and Reptiles. In: GRILLO, O. and VENORA, G. (edt.). Biodiversity Loss in a Changing Planet. México: C BY 3.0 license, 16 de Noviembre del 2011, p. 163-184, ISBN 978-953-307-707-9.

MARQUET, P.A.; ORTIZ, J. C.; BOZINOVIFI, F *et al.* Ecological aspects of thermoregulation at high altitudes: the case of Andean *Liolaemus* lizards in northern Chile. *Oecologia*. 1989, vol. 81, p. 16-20.

McDIARMID, R. and MITCHELL, J. Diversity and Distribution of Amphibians and Reptiles. En: SPARLING, D; LINDER, G. and BISHOP, C. (Eds.). *Ecotoxicology of Amphibians and Reptiles*. Society of Environmental Toxicity and Chemistry (SETAC), Technical Publications Series, 2000, p. 15-69.

MEDINA, M.; SCOLARO, A.; MÉNDEZ DE LA CRUZ, F. *et al.* Thermal relationships between body temperature and environment conditions set upper distributional limits on oviparous species. *Journal of Thermal Biology*. 2011, vol. 36, p. 527-534.

MILSUM, J. H. Biological control systems analysis. *McGraw-Hill*. 1966, p. 466.

NORRIS and KUNZ. Effects of Solar Radiation on Animal Thermoregulation. In: BABATUNDE E. B. (Eds.). *Solar Radiation*. Boston University USA. 2012, p. 195-220.

NÚÑEZ, H. Autoecología comparada de dos especies de lagartijas de Chile central. *Museo Nacional Historia Natural de Chile*. 1996, n° 50, p. 1-60.

PATTERSON J. W. and DAVIES P. M. Preferred Body Temperature: Seasonal sexual differences in the lizard *Lacerta vivipara*. *Thermal Biology*. 1978. vol. 3, p. 39-41.

PÉREZ, J. y BALTA, K. Ecología de la comunidad de saurios diurnos de la Reserva Nacional de Paracas, Ica, Perú. *Rev. peru. biol.* 2007, vol. 3, p. 169-76.

PÉREZ, J. "Ecologia de Duas Espécies de Lagartos Simpatricos e muma Formação Vegetal de Lomas no Deserto Costeiro Peruano Central". Dissertação de Mestrado. Universidad e do Estado do Rio de Janeiro (UERJ), Rio de Janeiro, Brasil. 2005.

PIANKA E. R. Long-term changes in lizard assemblages in the Great Victoria Desert: Dynamic habitat mosaics in response to wildfires. In: CODY M. L. and SMALLWOOD J. A (Eds.). *Long-Term Studies of Vertebrate Communities*. San Diego: Academic Press. 1996a, p. 191-215.

PIANKA E. R. Desert lizard diversity: additional comments and some data. *Am. Nat.* 1989b, vol. 134, p. 344-364.

PICARD, G.; CARRIÉRE, M. A. and BLOUIN. G. Common Musk Turtles (*Sternotherus odoratus*) select habitats of high thermal quality at the northern extreme of their range. *Amphibia-Reptilia*. 2011, vol. 32, p. 83-92.

PORTER, W. P.; MITCHELL, J. W.; BECKMAN, W. A.; *et al.* Behavioral implications of mechanistic ecology. Thermal and behavioral modeling of desert ectotherms and their microenvironment. *Oecologia (Berlin)*. 1973, vol. 13, p 1-54.

RAMÍREZ BAUTISTA, A.; RAMOS FLORES, O. and SITES, J. W. Reproductive Cycle of the Spiny Lizard *Sceloporus jarrovi* (Sauria: Phrynosomatidae) from North-Central México. *Journal of Herpetology*. 2002, vol. 36, n° 2, p. 225-233.

RIBEIRO, L. B.; GOMIDES, S. C.; SANTOS, A. O *et al.* Thermoregulatory Behavior of The Saxicolous Lizard, *Tropidurus Torquatus* (Squamata, Tropiduridae), in a Rocky Outcrop in Minas Gerais, Brazil. 2007, vol. 3, n° 1, p. 63-70.

SEEBACHER, F. and FRANKLIN, C. E. Physiological mechanisms of thermoregulation in reptiles: a review. *J Comp Physiol B*. 2005, vol. 175, p. 533-541.

SEPÚLVEDA, M.; VIDALA, M. A.; FARINÑA, M. J. *et al.* Seasonal and geographic variation in thermal biology of the lizard *Microlophus atacamensis* (Squamata: Tropiduridae). *Journal of Thermal Biology*. 2008, vol. 33, p. 141-148.

SINERVO, B.; MÉNDEZ DE LA CRUZ, F.; MILES, D. B. *et al.* Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science*. 2010, vol. 328, p. 894-899.

SMITH, E. N. Heating and Cooling Rates of the American Alligator, *Alligator mississippiensis*. *Physiological Zoology*. 1976, vol. 49, n° 1, p. 37-48.

SMITH, E. N. and ADAMS, S. R. Thermoregulation of Small American Alligators. *Herpetologica*. 1978, vol. 34, n° 4, 406-408.

SPEAKMAN, J. Thermoregulation, In: C. J. Cleveland, (Ed.). *Encyclopedia of Energy*. Boston, U.S.A.: Elsevier Academic Press. 2004, p. 125-137.

VAN DAMME, R; BAUWENS, D and VERHEYEN, R.F. Evolutionary rigidity of thermal physiology: the case of cool template lizard *Lacerta vivipara*. *Oikos*. 1990 vol. 57, p. 61-67.

VICTORIANO, P. F.; TORRES PÉREZ, F.; ORTIZ, J. C. *et al.* Variación aloenzimática y parentesco evolutivo en especies de *Microlophus* del grupo “*peruvianus*” (Squamata: Tropiduridae). *Revista Chilena de Historia Natural*. 2003, vol. 76, p. 65-78.

VIDAL, M.; ORTIZ, J. C. and LABRA, M. A. Sexual and age differences in ecological variables of the lizard *Microlophus atacamensis* (Tropiduridae), from northern Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 2002, vol. 75, p. 283-292.

WOOLRICH PIÑA, G. A.; LEMOS ESPINAL, J. A.; OLIVER LÓPEZ, L. *et al.* Thermal ecology of the lizard *Sceloporus gadoviae* (Squamata: Phrynosomatidae) in a semiarid region of southern Puebla, Mexico. *Phyllomedusa*. 2012, vol. 11, p. 21-27.

WYGODA, M. A Comparative Study of Time Constants of Cooling in Green Tree Frogs (*Hyla cinerea*) and Southern Leopard Frogs (*Rana sphenoccephala*). *Herpetologica*. 1988 vol. 44, n° 3, p. 261-265

VELÁSQUEZ, J. and GONZÁLEZ, L. A. Thermal Ecology and Activity Pattern Lizard *Tropidurus hispidus* (Sauria: Tropiduridae) in the East of Venezuela. *Acta biol. Colomb.* 2010, vol. 15, n° 2, p. 25-36.

VIDAL, M. A. y ORTIZ, J.C. Análisis Osteológico en dos Especies de *Microlophus* (Sauria, Tropiduridae) de la Costa Chileno-Peruana. *Gayana*. 2004, vol. 68, n° 1, p. 9-19.

VITT, L. J. and PIANKA, E. R. Introduction and acknowledgments. In: VITT, L. J. and PIANKA, E. R. (Eds.). Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives. Princeton University Press. 1994, p. 403.

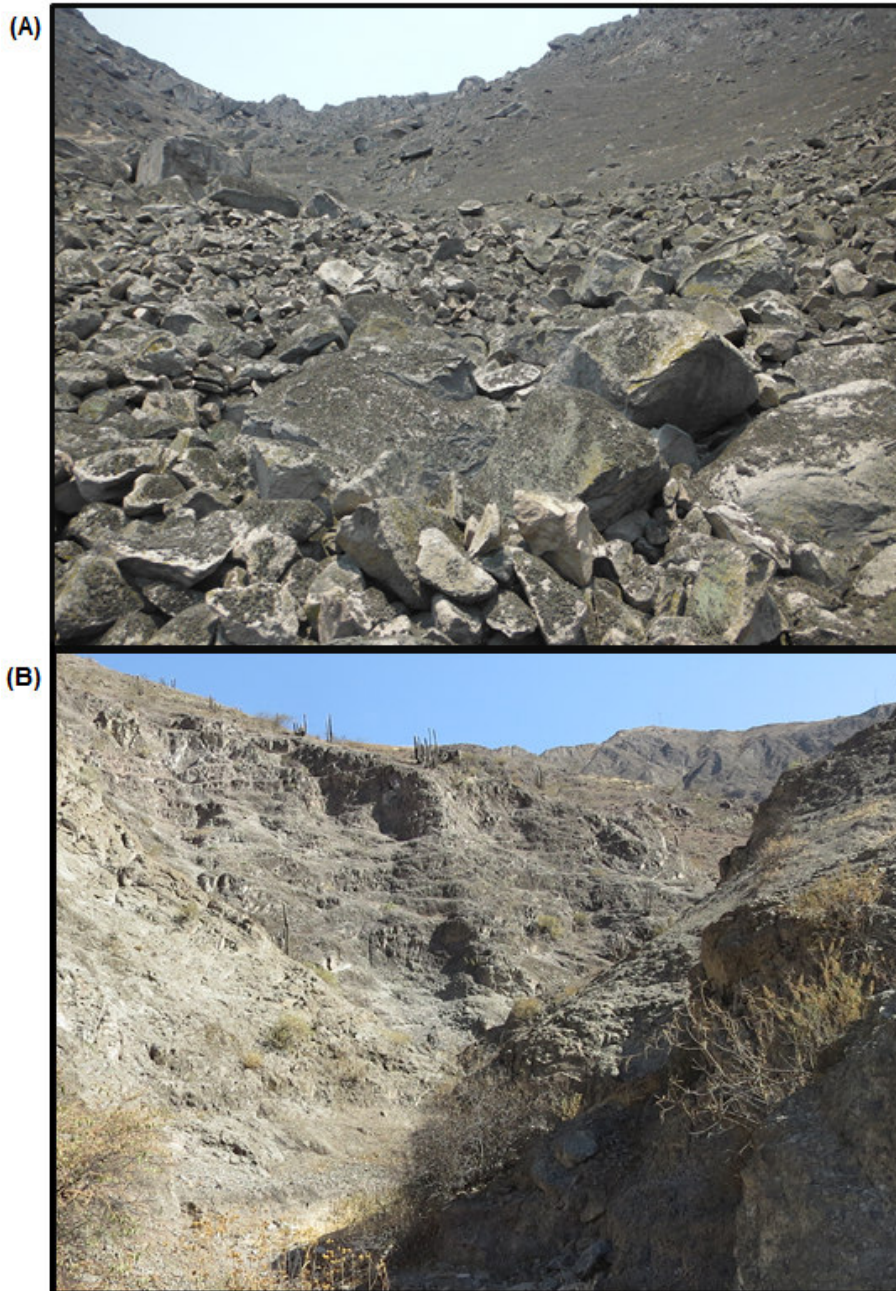
## **9. ANEXOS**

### **Anexo 1**

El trabajo fue realizado bajo el permiso de la RESOLUCIÓN DE DIRECCIÓN GENERAL N° 22-2014-SERFOR-DGGSPFFS. Los especímenes colectados fueron depositados en el Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos bajo la codificación 33455-33468 (especímenes de Lomas de Mangamarca) y 33469-33470 (especímenes de San Batolomé).

## Anexo 2

Hábitats de *Microlophus tigris*. (A) Lomas de Mangamarca y (B) San Bartolomé.



### Anexo 3

Toma de temperaturas en campo. (A)  $T_c$ , (B)  $T_a$  y (C)  $T_s$ .

